Phyt. 609 se

Sachs

26 10ng

<36622237110012

<36622237110012

Bayer. Staatsbibliothek

S

LEHRBUCH

DER

BOTANIK

NACH DEM

GEGENWÄRTIGEN STAND DER WISSENSCHAFT

BEARBEITET

VON

DR. JULIUS SACHS,

ORDENTL. PROFESSOR DER BOTANIK IN FREIBURG IM BR.

MIT 358 ABBILDUNGEN IN HOLZSCHNITT.

LEIPZIG,

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1868.

BIBLIOTHECA
REGIA
MONACENSIS

Vorrede.

Das hier vorliegende Lehrbuch der Botanik soll den Anfänger in den gegenwärtigen Zustand unserer Wissenschaft einführen, es soll ihn nicht nur mit den wichtigsten bereits festgestellten Thatsachen des Pflanzenlebens bekannt machen, sondern auch auf die Theorieen und Probleme hinweisen, mit denen sich die botanische Forschung jetzt vorwiegend beschäftigt; die Anordnung des Stoffes, die Gliederung des Ganzen, die Darstellungsweise im Einzelnen ist ausschliesslich auf diesen Zweck berechnet. Weitläufige Auseinandersetzungen über Fragen von mehr untergeordneter Bedeutung habe ich vermieden, um die Bestimmtheit der Umrisse des Bildes, welches ich entwerfen wollte, nicht zu verwischen; nur wo es sich um die Feststellung von Thatsachen oder um die Begründung von Ansichten fundamentaler Bedeutung handelte, habe ich mir hin und wieder einige kritische Bemerkungen gestattet.

Die geschichtliche Entwickelung botanischer Begriffe und Anschauungsweisen gehört meiner Ansicht nach nicht in ein Lehrbuch der Botanik; die Darstellung würde dadurch nur verwickelt, das System zusammenhängender Begriffe, die Logik der Thatsachen gestört.

Es wäre daher auch überflüssig gewesen, wissenschaftliche Arbeiten, die nur noch historisches Interesse haben, zu citiren; bei den Citaten kam es mir vielmehr vor Allem darauf an, dem Anfänger solche Schriften zu nennen, in denen er ausführlichere Belehrung über Dinge findet, die ich hier nur kurz berühren konnte; zuweilen habe ich auch Arbeiten Anderer nur desshalb citirt, weil sie von den meinigen abweichende Ansichten vertreten; der Anfänger wird so in den Stand gesetzt, sich selbst ein Urtheil zu bilden. Ein Theil der Citate hat endlich nur den Zweck, die Autoritäten zu nennen, auf die ich mich bei Erwähnung solcher Thatsachen stütze, die ich nicht, oder nicht hinreichend aus eigener Anschauung kenne. Uebrigens wird ein aufmerksamer Leser aus meiner Behandlung der Literatur auch leicht die Namen und die Bedeutung derjenigen Forscher kennen lernen, welche zumal in neuerer Zeit die Wissenschaft wesentlich gefördert haben.

Die weit überwiegende Mehrzahl der Abbildungen sind Originale, viele das Resultat langwieriger Untersuchungen; bei den Copieen ist der Name des Autors, dem sie entlehnt sind, jederzeit in der Figurenerklärung angegeben; übrigens habe ich fremde Abbildungen nur dann benutzt, wenn mir die betreffenden, oft gerade die lehrreichsten, Objecte nicht zu Gebote standen, oder wenn es mir unmöglich schien, derzeit Besseres zu liefern.

Die Herstellung der Holzschnitte hat über zwei Jahre gedauert, ein grosser Theil wurde schon 1866, die übrigen mit wenigen Ausnahmen, bis zum Schluss des Jahres 1867 angefertigt; es erklärt sich daraus, warum bei einigen Abbildungen die Resultate der neuesten Arbeiten nicht geltend gemacht worden sind, obgleich im Text auf diese Letzteren Bezug genommen ist. Erst nachdem die Darstellung der Flechten schon gedruckt war, erschien Schwendener's wichtige Arbeit über die Laub- und Gallertflechten (in den Beiträgen zur wissenschaftl. Botanik von Nägeli, 4. Heft, Leipzig 1868) und seine Mittheilung in der Botanischen Zeitung 1868, Nr. 18, wo er die auf unserer p. 257 nach seinen mündlichen Mittheilungen bereits angedeutete Beziehung der Flechten zu den Algen und Pilzen ausführlicher und bestimmter darstellt. Auch die reichhaltigen Arbeiten von Lorentz über die Laubmoose erhielt ich leider zu spät, um sie noch am rechten Orte citiren zu können, ebenso die wichtige Abhandlung H. Leitgeb's über Fontinalis antipyretica (Sitzungsber. der kaiserl. Akad. der Wissensch. Bd. LVII. 1868).

Ueber den Gedankengang des ganzen Buches wird die hier folgende Inhaltsübersicht hinreichend Auskunft geben; zahlreiche Einzelnheiten findet man mit Hilfe des Registers; Anfänger möchte ich besonders darauf aufmerksam machen, dass wissenschaftliche Kunstausdrücke, die zuweilen an Stellen des Buches vorkommen, wo sie noch nicht erklärt worden sind, mit Hilfe des Registers leicht ihre Erklärung finden.

Freiburg i. Br., den 27. Juni 1868.

J. Sachs.

Inhaltsübersicht.

Erstes Buch.

Allgemeine Morphologie.

Erstes Kapitel.

Morphologie der Zelle.

Seite

§ 1. Vorläufige Orientirung über das Wesen der Zelle 1
§ 2. Verschiedenheit der Zellenformen 6
§ 3. Entstehung der Zellen . 8
A) Zellbildung durch Erneuerung oder Verjüngung einer Zelle 9
B) Zellbildung durch Conjugation 9
C) Freie Zellbildung . 11
D) Entstehung von Zellen durch Theilung von Mutterzellen 12
1) Mit Contraction und Abrundung der Tochterzellen 13
2) Ohne merkliche Contraction des sich theilenden Protoplasma 15
§ 4. Die Zellhaut . 19
a) Flächenwachsthum . 21
b) Dickenwachsthum . 23
c) Schichtung und Streifung . 29
d) Intussusception als Ursache des Flächen- und Dickenwachsthums 32
e) Differenzirung der Zellhaut in chemisch und physikalisch verschiedene Schichten oder Schalen . 35
f) Unverbrennliche Einlagerungen 38
§ 5. Protoplasma und Zellkern . 39
a) Reactionen des Protoplasmas 39
b) Hautschicht, Vacuolen . 42
c) Der Zellkern . 45
§ 6. Die Chlorophyllkörper und ähnliche protoplasmatische Gebilde . 45
a) Die Substanz der Chlorophyllkörper 49
b) Entstehung derselben . 49
c) Innere Structur . 50
§ 7. Krystalloide und Aleuron . 50
a) Krystalloide . 50
b) Aleuronkörner . 51

Seite

§ 8. Die Stärkekörner. 55
a) Wachsthum derselben. 57
b) Granulose und Cellulose. 59
c) Löslichkeit, Quellung. 60
§ 9. Der Zellsaft und seine sichtbaren Contenta und Deposita. 61
a) Krystalle. 62
b) Inulin. 63
c) Andere, gelöste Verbindungen. 64

Zweites Kapitel.

Morphologie der Gewebe.

§ 10. Begriffsbestimmungen. 64
Unechte und echte Gewebe. 65
§ 11. Ausbildung der gemeinsamen Wandung gewebeartig verbundener Zellen; Mittellamelle, Intercellularräume. 66
a) »Intercellularsubstanz« und »primäre Zellhaut«. 70
b) Intercellularräume. 71
§ 12. Verschiedenheit der Gewebeformen; Gewebesysteme. 74
§ 13. Das Hautgewebe. 76
a) Hautbildung der Thallophyten. 77
b) Die Epidermis (Haare, Spaltöffnungen). 78
c) Subepidermale Gewebe. 85
d) Kork (Periderm, Borke, Lenticellen). 87
§ 14. Die Fibrovasalstränge. 89
a) Zellformen im Xylem und Phloëm. 96
b) Gefässbündelscheide. 100
§ 15. Das Grundgewebe. 100
a) Kritisches. 101
b) Beispiele, Verdickungsring. 102
§ 16. Milchsaftgefässe, saftführende Intercellularräume, Drüsen. . . 106
a) Milchsaft- und Schlauchgefässe. 107
b) Drüsen. 110
c) Harzgänge und Gummigänge. 111

Drittes Kapitel.

Die äussere Gliederung der Pflanzen.

§ 17. Unterscheidung von Gliedern und Organen; Metamorphose. . . . 113
§ 18. Wachsthum des Stammes, der Blätter, Wurzeln, Trichome und Thallome. 117
a) Scheitelzelle. 123
b) Beispiele (Stypocaulon, Chara, Salvinia, Equisetum u. a.). 124
c) Vorgänge am fortwachsenden Ende der Wurzeln. 133
§ 19. Differenzirung der Gewebesysteme in Stamm, Blatt und Wurzel. 134
a) in den Wurzeln. 136
b) in Stämmen und Blättern. 140

Seite
§ 20. Verschiedener Ursprung seitlicher Gebilde. 144
a) Ursprung blattbildender Sprosse. 145
b) Neubildung und Verzweigung der Wurzeln (Wurzelscheide). 148
§ 21. Verschiedene Entwickelungsfähigkeit der Glieder eines Zweigsystems (Dichotomie, Monopodium, Sympodium). 150
§ 22. Anordnung acropetal wiederholter Glieder. 161
A) Blätter: . 166
a) seitliche Verschiebung, . 166
b) longitudinale Verschiebung, ... 171
c) ursprüngliche Anordnung vor der Verschiebung. 173
B) Stellung der normalen Zweige. 176
C) Stellung der Seitenwurzeln. 176
§ 23. Verwachsungen. 177
§ 24. Wachsthumsrichtungen. 182
§ 25. Generationswechsel. 187

Zweites Buch.

Specielle Morphologie und Grundzüge der Systematik.

Erste Gruppe: Die Thallophyten.

Allgemeine Charakteristik derselben, Verwandtschaften. 191
Classe 1. Die Algen. 193
Einfachste Formen, Arten der Vervollkommnung derselben; Verbindung der Zellen; Arten der äusseren Gliederung, Verzweigung; Fortpflanzung: Schwärmsporen, Dauersporen; Spermatozoiden, Zygosporen, Oosporen; Trichogyne; Generationswechsel. — Lebensweise.
Nostocaceen, Hydrodictyeen, Volvocineen, Conjugaten, Diatomeen, Vaucheriaceen, Fucaceen, Oedogonieen, Coleochaeteen, Florideen. 198
Classe 2. Die Pilze. 218
Die Hyphen; das Mycelium, der Fruchtkörper; Fortpflanzung: Schwärmsporen, Conjugation, Zygosporen, Oosporen, Basidiosporen, Ascosporen; Generationswechsel.
Phycomyceten (Saprolegnieen, Peronosporeen, Mucorineen).
Hypodermier (Uredineen, Ustilagineen).
Basidiomyceten (Tremellineen, Hymenomyceten, Gastromyceten).
Ascomyceten (Protomyces, Tuberaceen, Onygeneen, Pyrenomyceten, Discomyceten). 223
Die Myxomyceten: Plasmodium, Wohnort, Sporangien, Capillitium, Sporen, Schwärmer. 239
Classe 3. Die Flechten. 243
Thallusformen, Gewebe: Gonidien und Hyphen, Zusammenhang derselben; Fortpflanzung: Soredien, Apothecien, Asci, Sporen — Wesen des Flechtenthallus.

Zweite Gruppe: Die Characeen.

Classe 4. Die Characeen. 258
Habitus und Wohnort; Generationswechsel; Stamm, Blatt, Verzweigung, Rhizoiden; Fortpflanzung: Zweigvorkeime; Antheridien, Sporenknospe.
Entwickelungsgeschichte von Antheridien und Sporenknospen. 266

Seite

Dritte Gruppe: Die Muscineen.

Allgemeine Charakteristik der Gruppe: Generationswechsel, Protonema, geschlechtliche Generation, sporenbildende Generation (Sporogonium, Moosfrucht) — Verwandtschaften 270

Classe 5. Die Lebermoose. 274

1) Geschlechtliche Generation: Thallus, belaubter Stamm, Brutknospen; Antheridien, Archegonien; — 2) ungeschlechtliche sporenbildende Generation (Sporogonium, Moosfrucht): Entwickelung derselben, Bau der Kapsel, Sporen.
Anthoceroten, Monocleen, Jungermannieen, Riccieen, Marchantieen. . . . 281

Classe 6. Die Laubmoose. 287

1) Protonema, 2) geschlechtliche Pflanze: Entstehung derselben, Stammscheitelzelle, Blätter, Verzweigung, Wurzelhaare; Propagation: secundäres Protonema, Brutknospen; Blüthe, Antheridien und Archegonien. — 3) Sporenbildende Generation (Sporogonium), Entstehung, Sporenbildung.
Sphagneen, Andreaeaceen, Phascaceen, Bryinae. 298

Vierte Gruppe: Die Gefässkryptogamen.

Allgemeine Charakteristik: Generationswechsel; Prothallium und sporenbildende Pflanzen. — Vergleich mit Muscineen und Phanerogamen. — Systematische Uebersicht der Gruppe. 307

Classe 7. Die Farne. 311

1) Prothallium; Form desselben, Antheridien, Archegonien. — 2) Das Farnkraut: Embryo, Orientirung desselben, Wachsthum des Stammes, Verzweigung; basifugales Wachsthum der Blätter und ihre Verzweigung — Adventivknospen, Wurzeln — Gewebebildung — Sporangien — Sporen.
Hymenophyllaceen, Gleicheniaceen, Schizaeaceen, Osmundaceen, Marattiaceen, Cyatheaceen, Polypodiaceen. 328

Classe 8. Die Schachtelhalme. 331

1) Prothallium: Form desselben, Antheridien, Archegonien. 2) Der Schachtelhalm: Embryo desselben, Bauplan der Pflanze, Scheitelzelle, Segmente, Blattbildung, Internodien, Verzweigung, Wurzeln, Sporangien, Sporen.
Habitus und Lebensweise; Gewebeformen. 342

Classe 9. Die Ophioglosseen. 345

1) Prothallium: seine Formen, Antheridien, Archegonien; 2) Die sporenbildende Pflanze: Orientirung des Embryos, Wachsthum von Stamm und Blatt — Sporangienbildung.
Gewebeformen, Lebensweise, Adventivknospen. 349

Classe 10. Die Rhizocarpeen. 350

1) Geschlechtsgeneration: Microsporen und Spermatozoiden; Macrosporen, Prothallium und Archegonium. 2) Sporenbildende Generation: Orientirung des Embryos, Erstarkung, äussere Gliederung; Scheitelzelle des Stammes, Segmente, — Verzweigung, Blätter, Wurzeln — Sporenfrüchte, Entwickelung der Sporangien, der Macro- nnd Microsporen.
Salviniaceen, Marsiliaceen, Gewebebildung, Aussaat der Sporangien. 364

Classe 11. Die Lycopodiaceen. 366

1) Geschlechtsgeneration: Microsporen und Spermatozoiden; Macrosporen, Prothallien und Archegonien. 2) Sporenbildende Generation: Embryo, äussere Gliederung, Stammscheitel, Verzweigung, Blattbildung — Wurzeln — Sporangien, Entwickelung der Macrosporen und Microsporen.
Lycopodieen, Selaginelleen, Gewebebildung. 380

Seite

Fünfte Gruppe: Die Phanerogamen.

1) Generationswechsel, Bedeutung des Embryosackes, des Endosperms, des Samens, des Pollens, der Eizelle; Vorkeim. — 2) Metamorphose der Blätter. — 3) Die Blüthe, Staubblätter, Carpelle, Samenknospen. — 4) Verzweigung, Scheitelwachsthum; — 5) Gewebebildung, ... 383 389

Specielleres über: 1) die Blüthe, Staubblätter, Entstehung des Pollens — Fruchtblätter — morphologische Natur der Samenknospe. — 2) Bestäubung und Befruchtung (Nectarien); Fruchtbildung. — 3) Inflorescenz. — 4) Fibrovasalstränge, Dickenwachsthum. Systematische Uebersicht.

Abtheilung *A*. Die Gymnospermen. 410

Classe 12. Die Gymnospermen. 410

Allgemeines: 1) Pollen, 2) Samenknospe, 3) Embryosack, Endosperm, Corpuscula. — 3) Entstehung der Eizellen und Befruchtung. — 5) Entwickelung des Embryos. — 6) Same und Keimung.

A) Cycadeen. 420

B) Coniferen. 423

C) Gnetaceen. 428

Anhang über Gewebebildung der Gymnospermen. 429

Abtheilung *B*: Die Angiospermen. 432

Allgemeines über diese: 1) Fortpflanzung, Pollen, Embryosack, Eizellen, Befruchtung, Embryobildung. — 2) Aeussere Gliederung des Keimes; der Stamm, Wurzel, Blätter; normale Verzweigung. — 3) Blüthe. 432

Specielleres über *a*) Stellungsverhältnisse in der Blüthe; — *b*) Verwachsungen in der Blüthe, — *c*) Symmetrie der Blüthen. — *d*) Fruchtformen. 458

Classe 13. Die Monocotyledonen. 474

1) Same, 2) Embryo, 3) Erstarkung der Keimpflanze, 4) Stamm und Fibrovasalstränge, 5) Blattstellung, 6) Blattformen und Nervatur, 7) Blüthe, 8) Samenknospe.

a) Blüthenformeln. *b*) System:

Ordnung 1) Helobiae.
2) Spadicifloren.
3) Glumaceen.
4) Enantioblasten.
5) Liliifloren.
6) Ananasinen.
7) Scitamineen.
8) Gynandrae.

Classe 14. Die Dicotyledonen. 481

1) Same, 2) Embryo, 3) Erstarkung der Keimpflanze, 4) Stamm und Fibrovasalstränge, Dickenwachsthum; 5) Blattstellung, 6) Blattformen und Nervatur, 7) Blüthe, 8) Samenknospe.

a) Blüthenformeln. *b*) System:

Erste Unterclasse: Monochlamiden. 490

Ordnung 1) Asarineen.
2) Cytineen.
3) Balanophoren.
4) Hippuriden.
5) Santalinen.
6) Plagiophyllen.
7) Hydrobryinen.

Seite

Zweite Unterclasse: Sympetalen. 492

Reihe I.
Ordnung 1) Tubifloren.
2) Labiatifloren.
3) Diandrae.
4) Contorten.
5) Aggregaten.
6) Synandrae.

Reihe II.
Ordnung 1) Primulineen.
2) Diospyrinen.
3) Bicornes.

Dritte Unterclasse: Eleuteropetalen. 493

Reihe I.
Ordnung 1) Hydropeltidinen.
2) Polycarpen.
3) Crucifloren.

Reihe II.
Ordnung 1) Parietalen.
2) Guttiferen.
3) Lamprophyllen.
4) Hesperiden.
5) Frangulinen.
6) Aesculinen.
7) Terebinthinen.
8) Gruinales.
9) Tricoccae.
10) Columniferen.

Reihe III.
Ordnung 1) Polygoninen.
2) Caryophyllieen.
3) Succulenten.

Reihe IV.
Ordnung 1) Piperiten.
2) Urticinen.
3) Julifloren.
4) Saxifraginen.
5) Umbelliferen.

Reihe V.
Ordnung 1) Thymelaeinen.
2) Myrtifloren.
3) Rosifloren.
4) Leguminosen.

Drittes Buch.

Physiologie.

Erstes Kapitel.

Die Molecularkräfte in den Pflanzen.

§ 1. Aggregatzustände organisirter Gebilde. 500
Substanz und Wasser, Quellung, Temperaturerhöhung dabei; Form der Molecüle; chemische Verschiedenheit der Molecüle, Skelete; Ernährung und Wachsthum; Veränderlichkeit der organisirten Gebilde.
Zerstörung der Molecularstructur durch verschiedene Mittel; Colloidsubstanzen.

§ 2. Gewebespannung. 507
Schichtenspannung in Folge des Wachsthums; longitudinale und transversale Spannung; Turgor; Gesammtspannung.
Nutation, Appression, Erschlaffung durch Erschütterung, periodische Spannungsänderung, paratonische Reizung, Heliotropismus, Geotropismus, Wirkung der Centrifugalkraft.

§ 3. Bewegung des Wassers in der Pflanze. 520
Vegetationswasser, Wasserströmung in Folge der Verdunstung; Wurzeldruck; Bluten bei Temperaturerhöhung.
Disponible Kräfte: Diffusion, Imbibition, Capillarität; Erklärungsversuche.

Seite

§ 4. Bewegung der Gase in der Pflanze. 527
Gasdiffusion; Massenbewegung der Gase in Hohlräumen.
Verhalten der einzelnen Zelle; Binnenluft der Wasser- und Landpflanzen.

Zweites Kapitel.

Chemische Vorgänge in der Pflanze.

§ 5. Die Elementarstoffe der Pflanzennahrung. 531
Trockensubstanz, Asche; Elemente beider; Aufnahme und Bedeutung der einzelnen Elemente.
Bewegungen der Nährstoffverbindungen in der Pflanze; Aufnahme aus dem Boden.

§ 6. Assimilation und Stoffwechsel. 538
Begriffsbestimmungen beider; Baustoffe, Degradations- und Nebenproducte des Stoffwechsels; Verhalten der Baustoffe bei der Keimung, während der späteren Vegetation; Bewegungen der assimilirten Stoffe.
Beispiele. — Aufnahme assimilirter Stoffe von aussen.

§ 7. Athmung der Pflanzen. 554
Sauerstoffaufnahme und Kohlensäurebildung; Unentbehrlichkeit derselben für Wachsthum und sonstige Bewegungen; Stoffverlust durch Athmung, Freiwerden von Kräften; Wärmebildung.
Phosphorescenz als Folge der Sauerstoffaufnahme.

Drittes Kapitel.

Allgemeine Lebensbedingungen der Pflanzen.

§ 8. Abhängigkeit der Vegetation von den Wärmezuständen. 556
Abhängigkeit der Temperatur der Pflanze von der der Umgebung; Volumenänderung; Temperaturgrenzen der Functionen; Veränderung der Leistungen bei Veränderung der Temperatur.
Tödtung durch zu hohe Temperatur; Erfrieren.

§ 9. Wirkungen des Lichts auf die Vegetation. 563
Wirkung auf Assimilation, auf Wachsthum, auf Protoplasmabewegung, Chlorophyllbildung, Stärkebildung im Chlorophyll, Bewegung der Chlorophyllkörner; Einfluss auf Gewebespannung; Grenzen der Lichtintensität für bestimmte Leistungen; Lichtfarben.
Durchleuchtung der Pflanzentheile.

§ 10. Elektricität. 574
Elektromotorische Einrichtungen in der Pflanze. — Einwirkung elektrischer Erregungen.

§ 11. Wirkungen der Schwerkraft. 576
Richtungen der Pflanzentheile zum Horizont, Wirkung der Schwere auf die inneren Bewegungen, Organisationsverhältnisse, die auf Ueberwindung des Gewichts der Pflanze berechnet sind.

Viertes Kapitel.

Sexualität.

§ 12. Das Wesen der Sexualität. 577
Gleiche und ungleiche Sexualzellen; Verhalten der männlichen und weiblichen Zelle bei der Vereinigung; innere Verschiedenheit der Sexualzellen; Vorbereitung der sexuellen Differenz.
Verhältniss der sexuellen zur morphologischen Differenzirung; Folgen des Sexualactes an der Mutterpflanze.

Seite

§ 13. Einfluss der Abstammung der Sexualzellen auf den Erfolg der Befruchtung. 582

Nahe und entfernte Verwandtschaft der Sexualzellen; Vermeidung der Vereinigung zu nahe verwandter Sexualzellen; Diclinen, Dichogamen, Impotenz des Pollens auf der Narbe derselben Blüthe, Heterostylie, mechanische Unmöglichkeit der Selbstbefruchtung; Dimorphismus.

Hilfe der Insecten an Beispielen erläutert.

§ 14. Hybridation. 591

Definition derselben; Hybridation bei Kryptogamen, bei Phanerogamen; Möglichkeit der Hybridation, sexuelle Affinität, Natur des Bastards; abgeleitete Bastarde.

Verhältniss der gewöhnlichen Befruchtung zur Bastardirung.

Fünftes Kapitel.

Entstehung der Pflanzenformen.

§ 15. Entstehung der Varietäten. 598

Erblichkeit und Variation; constante und variable Formen; Knospenvariation; Ursachen der Variation.

§ 16. Accumulation neuer Eigenschaften bei der Fortpflanzung der Varietäten. 601

Beispiele dafür an Culturpflanzen; Anwendung der Erfahrung auf wildwachsende Pflanzen.

§ 17. Ursachen der fortschreitenden Ausbildung der Varietäten. . . . 605

Bei Culturpflanzen künstliche Auswahl, bei den wildwachsenden der Kampf um's Dasein; Adaptation.

Beispiele des Kampfes um's Dasein.

§ 18. Verhältniss der morphologischen Natur der Organe zu der Anpassung derselben an die Lebensbedingungen. 611

Adaptation, Metamorphose, Zweckmässigkeit; Verschiedene Anpassung morphologisch gleichnamiger Glieder; Erreichung gleicher Zwecke durch verschiedene Adaptationen.

§ 19. Die Descendenztheorie. 620

Register. 625

Druckfehler:

Seite 273 Zeile 17 von unten lies »kaum zweifelhaft« statt »zweifelhaft«.

Erstes Buch.

Allgemeine Morphologie.

Erstes Kapitel.

Morphologie der Zelle.

§ 1. Vorläufige Orientirung über das Wesen der Zelle. Die Substanz der Pflanzenkörper ist nicht homogen, sondern zusammengesetzt aus kleinen, dem unbewaffneten Auge meist nicht mehr unterscheidbaren Gebilden, deren jedes, wenigstens zeitweilig, ein in sich geschlossenes Ganzes darstellt, in welchem, von aussen nach innen, feste, weiche und flüssige Schichten von chemisch verschiedener Natur concentrisch zusammengeordnet sind. Diese Gebilde sind es, die man als Zellen bezeichnet. Gewöhnlich sind ihrer viele dicht zusammengelagert und fest verbunden, sie bilden dann ein Zellengewebe; bei jeder sich vollständig auslebenden Pflanze kommt aber wenigstens einmal eine Zeit, wo an bestimmten Stellen gewisse Zellen sich aus dem Verbande abtrennen und vereinzelt jede für sich einen besonderen Lebenslauf beginnen (Sporen, Pollenkörner, Brutzellen).

Wie Gestalt und Grösse der ganzen Pflanze, so ist auch Form, Gliederung und Volumen der Zellen einer gesetzmässigen Veränderung unterworfen und ihr Wesen kann daher nicht durch Kenntniss eines einzelnen Zustandes, es muss vielmehr aus den Veränderungen, die man die Lebensgeschichte der Zelle nennen kann, erschlossen werden. Da ferner jede Zelle für die Oekonomie der Pflanze eine bestimmte Rolle übernimmt, d. h. gewissen chemischen oder mechanischen Zwecken vorzugsweise dient, so zeigt sich auch in den Zellenformen eine Mannigfaltigkeit, welche den verschiedenen Functionen entspricht. Diese Verschiedenheiten treten aber gewöhnlich erst dann hervor, wenn die Zellen ihren ersten Jugendzustand verlassen haben; die jüngsten Zellen einer Pflanze sind von einander kaum zu unterscheiden.

Das in allen Zellen waltende Gestaltungsgesetz tritt in der Jugend also reiner hervor; je mehr die sich ausbildenden Zellen sich ihren specifischen Lebensaufgaben anpassen, desto mehr wird es unkenntlich. Jenes schon oben kurz angedeutete morphologische Gesetz der Zellen wollen wir nun specieller darzulegen suchen.

Die überwiegende Mehrzahl der Zellen in saftigen, lebenden Pflanzentheilen, z. B. jungen Wurzeln, Blättern, Internodien, Früchten, zeigt sich zusammengesetzt aus drei concentrisch gelagerten Schichten, einer äusseren, festen, elastischen Haut, Zellhaut (Zellwand), welche aus einem ihr eigenthümlichen Stoff, der Cellulose, besteht (Fig. 1. *C, h*); der Innenseite dieser allseitig geschlossenen Haut dicht anliegend findet sich eine zweite ebenfalls allseitig geschlossene Schicht, deren Substanz weich, unelastisch ist und immer eiweissartige Stoffe enthält; diese Substanz wurde von ihrem Entdecker, H. v. Mohl, mit dem sehr bezeichnenden Namen: Protoplasma belegt [1]; es bildet in dem hier betrachteten Zustand der Zellen einen von der Zellwand umschlossenen Sack, in welchem meist noch andere Protoplasmaportionen in Form von Platten und Strängen vorhanden sind (Fig. 1. *C, p*). Bei manchen niederen Gewächsen fehlend, bei allen höheren Pflanzen ausnahmslos, liegt in dem Protoplasma eingebettet ein rundlicher Körper, dessen Substanz der des Protoplasmas sehr ähnlich ist; es ist der Zellkern (Fig. 1. *C, k*). Der von dem Protoplasmasack umschlossene Hohlraum ist mit einer wässerigen Flüssigkeit, dem Zellsaft (Fig. 1. *C, s*) erfüllt. Ausserdem finden sich sehr gewöhnlich noch körnige Gebilde im Innern der Zelle, die wir aber für den Augenblick ausser Acht lassen können.

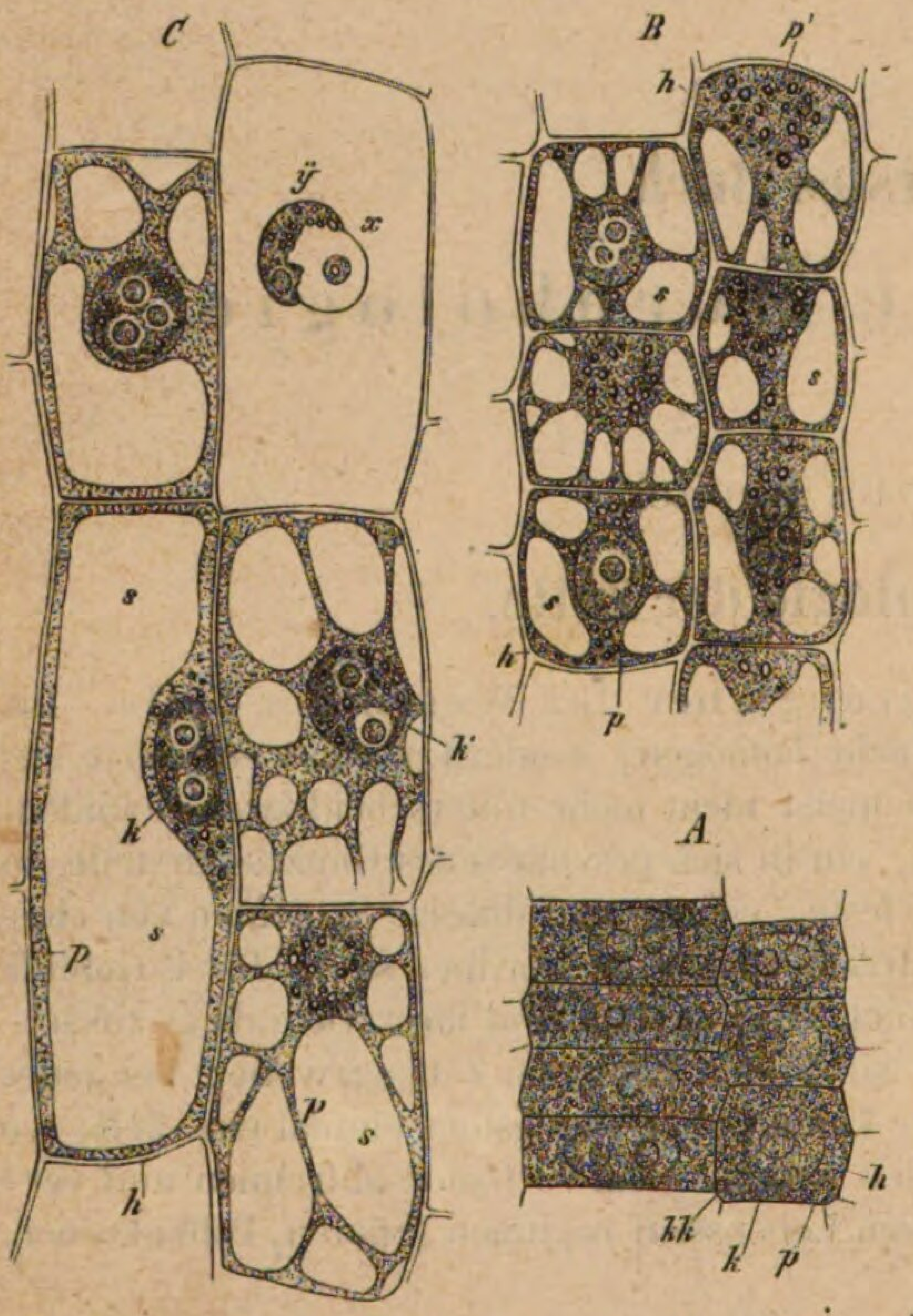


Fig. 1. Parenchymzellen aus der mittleren Schicht der Wurzelrinde von Fritillaria imperialis; Längsschnitte, nach 550maliger Vergrösserung. *A* dicht über der Wurzelspitze liegende, sehr junge Zellen, noch ohne Zellsaft; *B* die gleichnamigen Zellen etwa 2 Millimeter über der Wurzelspitze, der Zellsaft *s* bildet im Protoplasma *p* einzelne Tropfen, zwischen denen Protoplasmawände liegen; *C* die gleichnamigen Zellen etwa 7—8 Millimeter über der Wurzelspitze; die beiden Zellen rechts unten sind von der Vorderfläche gesehen, die grosse Zelle links unten im optischen Durchschnitt gesehen; die Zelle rechts oben durch den Schnitt geöffnet; der Zellkern lässt unter dem Einfluss des eindringenden Wassers eine eigenthümliche Quellungserscheinung wahrnehmen (*x y*).

Zellen von der hier betrachteten Entwickelungsstufe bestehen also aus fester Haut, wenigem Protoplasma (sammt Kern) und flüssigem Zellsaft. Anfangs aber fehlt der Saft; untersucht man dieselben Zellen in einem sehr frühen Entwickelungszustand, so sind sie kleiner (Fig. 1. *A*), ihre Haut dünner, das Protoplasma stellt einen soliden Körper dar, in dessen Mitte der verhältnissmässig sehr grosse Zellkern (*k*) liegt. Der Zellsaft findet sich erst dann ein, wenn

1) H. v. Mohl: über die Saftbewegung im Innern der Zellen, Botanische Zeitung 1846 p. 73.

die ganze Zelle an Volumen rasch zunimmt (Fig. 1. *B*), er tritt anfangs in Form von Tropfen im Inneren des Protoplasmakörpers auf (Fig. 1. *B*, *s*), später fliessen diese gewöhnlich zusammen und bilden einen einzigen Saftraum (Fig. 1. *C*, *s*), welcher von dem nun sackartig hohl gewordenen Protoplasmakörper umschlossen wird.

In ihrer frühesten Jugend zeigen auch die Zellen des Holzes und Korkes der Bäume Entwickelungszustände, welche im Wesentlichen den durch Fig. 1 dargestellten entsprechen. Bei diesen Zellen aber folgt dem Auftreten des Zellsaftes sehr bald ein neuer Zustand: das kernhaltige Protoplasma verschwindet nämlich und lässt die entweder mit Luft oder mit Wasser erfüllte Zellhaut zurück. Das ältere Holz und der fertige Kork bestehen also aus einem blossen Gerüst von Zellhäuten.

Nun tritt aber ein gewichtiger Unterschied auf in dem Verhalten der Zellen, welche einen Protoplasmakörper enthalten und denen, wo er bereits verschwunden ist. Nur die ersteren sind im Stande zu wachsen, neue chemische Verbindungen zu erzeugen, unter Umständen auch neue Zellen zu bilden; die letzteren sind niemals einer weiteren Entwickelung fähig, sie dienen dem Pflanzenkörper nur noch durch ihre Festigkeit, Wasseranziehung und eigenthümliche Form, wie das Holz, oder als schützende Hülle, welche, wie das Korkgewebe, die saftigen, lebenden Zellenmassen umgiebt.

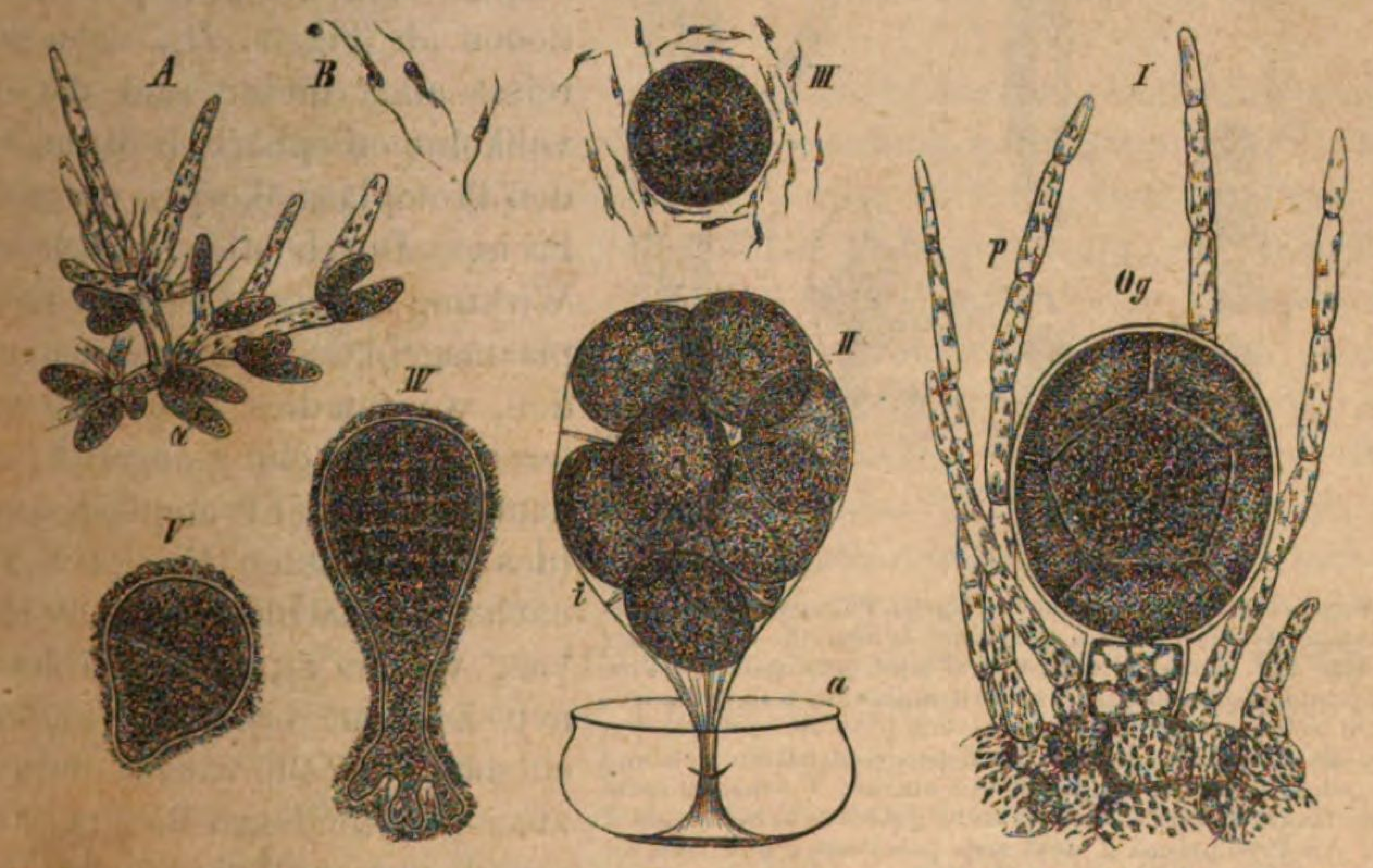


Fig. 2. Geschlechtliche Fortpflanzung von Fucus vesiculosus; *A* Antheridien tragende Zellenfäden, *B* Spermatozoiden. *I* Oogonium *Og* mit Paraphysen *p*; *II* die äussere Haut *a* des Oogoniums ist geplatzt, die innere *i* hervorgetreten, sie enthält die Eier; *III* ein ausgetretenes Ei, von Spermatozoiden umschwärmt; *V* erste Theilung des befruchteten Eies, *IV* junger Fucus, durch Wachsthum des befruchteten Eies entstanden (nach Thuret: Ann. dessciences nat. 1854 T. II. *B* 330mal, alles Andere 160mal vergr.).

Da nun in den vom Protoplasma verlassenen Zellen keine weiteren Entwickelungsvorgänge mehr stattfinden, so ist schon daraus zu schliessen, dass jenes die nächste Ursache der Letzteren sei. Wir werden in einem folgenden Paragraphen sehen, dass die Entwickelung jeder Zelle mit der Bildung eines Protoplasmakörpers beginnt, dass auch die Zellhaut von ihm erzeugt wird, noch auffallender tritt aber das Verhältniss des Protoplasmas zur Zellbildung in solchen

Fällen hervor, wo es als nackter, scharf begrenzter, solider Körper eine Zeit lang fortlebt, um sich erst später wieder mit einer Zellhaut zu umkleiden und Zellsaft in sich aufzunehmen. Ein klares Beispiel liefert die Fortpflanzung der Fucaceen. An den fruchtbaren Aesten dieser grossen Wasseralgen, unter denen wir den F. vesiculosus als Beispiel nehmen, bilden sich in eigenthümlichen Behältern grosse Zellen, die Oogonien (Fig. 2. *Og*); der von der Zellhaut umschlossene Raum derselben erfüllt sich dicht mit feinkörnigem Protoplasma, welches anfangs eine homogene Masse darstellt; zuletzt aber in acht Portionen zerfällt, die den Zellraum des Oogoniums dicht erfüllend sich gegenseitig drücken und polygonal erscheinen. Die Wandung des Oogoniums besteht aus zwei Schichten; die äussere platzt und aus ihr tritt die innere in Form eines Sackes hervor, der sich unter Wasseraufnahme ausdehnt; in dem nun geräumigeren Sacke runden sich die Protoplasmaportionen ab (Fig. 2. *II*), dann zerreisst auch dieser und die sich vollkommen sphärisch abrundenden Protoplasmakörper treten in's Freie. Durch die befruchtende Wirkung anderer kleinerer Protoplasmagebilde, der Spermatozoiden, werden diese Kugeln zu weiterer Entwickelung angeregt; aus dem Inneren der Protoplasmakugel (des befruchteten Eies) tritt zunächst eine farblose Substanz hervor, welche zu einer geschlossenen Zellhaut erhärtet. Die neu entstandene Zelle wächst nun nach zwei verschiedenen Richtungen in verschiedener Weise und liefert durch weitere Umbildungen (Fig. 2. *V* und *IV*) eine junge Fucuspflanze.

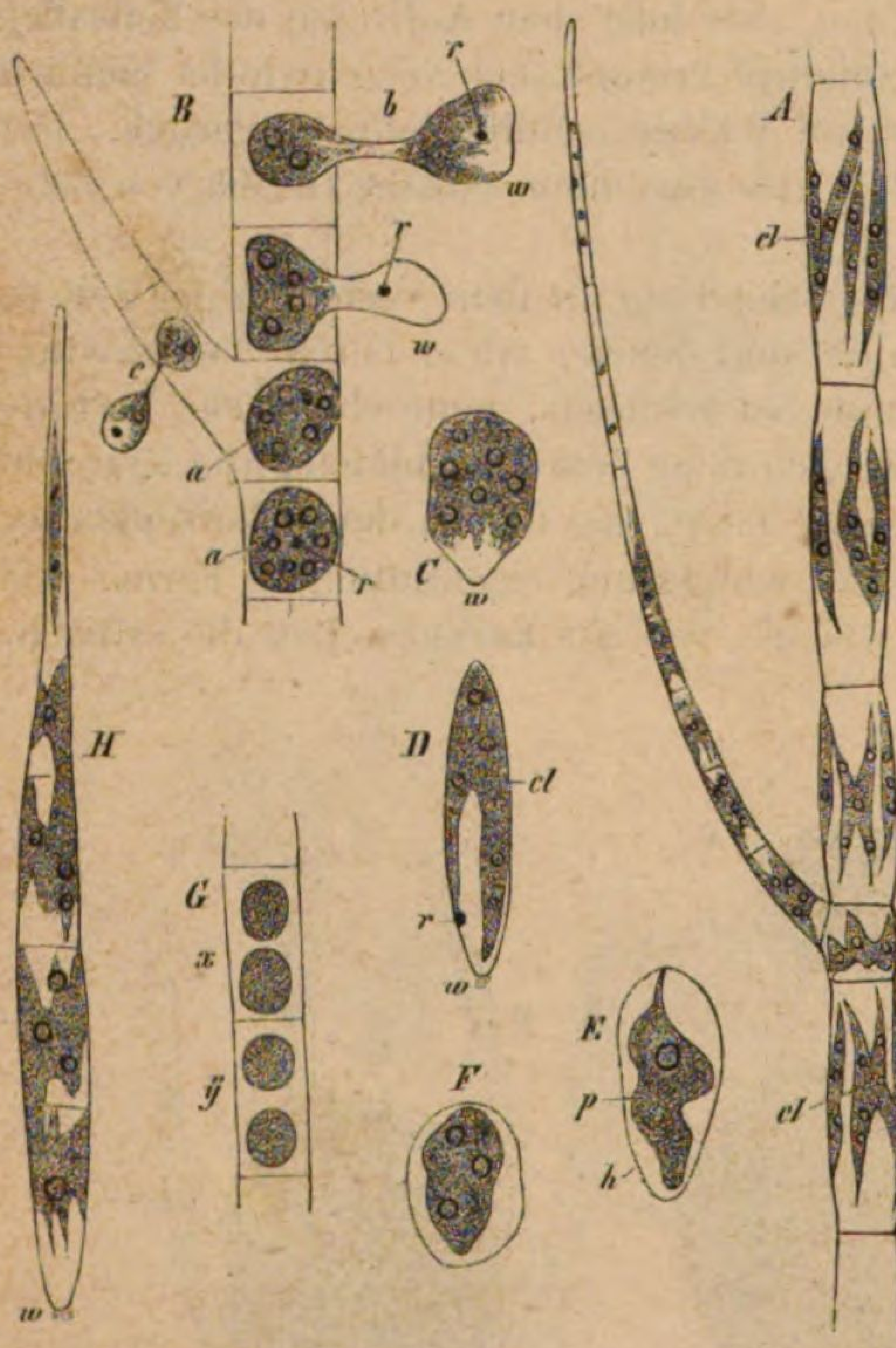


Fig. 3. Stigeoclonium insigne (nach Nägeli, Pflanzenphysiol. Untersuchungen Heft I); *A*, ein aus einer Zellenreihe bestehender Ast der Alge mit einem Seitenzweig; *cl* sind grün gefärbte Protoplasmagebilde (Chlorophyll), welche dem farblosen, in der Zeichnung nicht sichtbaren Protoplasmaschlauch jeder Zelle eingebettet sind; *B*, die Protoplasmakörper der Zellen contrahiren sich und treten durch Oeffnungen der Zellhäute hinaus; *C* Schwärmspore noch ohne Haut; *D* eine solche zur Ruhe gekommen, bei *E* und *F* getödtet; das Protoplasma *p* zieht sich zusammen, und lässt die neugebildete Zellhaut *h* erkennen; *H* eine junge, aus der Schwärmspore erwachsene Pflanze; *G* zwei Zellen eines Fadens, die in Theilung begriffen sind. Der Protoplasmakörper jeder Zelle (*x* und *y*) ist einstweilen in 2 gleiche Theile zerfallen und durch ein zugesetztes Reagens contrahirt.

Noch deutlicher als in diesem Falle zeigt sich die Selbständigkeit des Protoplasmakörpers einer Zelle bei der Bildung der Schwärmsporen der Algen und mancher Pilze. Hier zieht sich in vielen Fällen, wie bei Stigeoclonium insigne (Fig. 3. *B*, *a*), der mit Zellsaft erfüllte Protoplasmasack einer Zelle zusammen, er lässt das Wasser des Zellsaftes austreten und bildet einen soliden rundlichen Klumpen, der nun durch eine Oeffnung der Zellhaut entweicht und durch innere

Kräfte getrieben, im Wasser umherschwimmt (*C*). Während seines Austritts aus der Zellhaut zeigt der Protoplasmakörper durch seine Bewegungen und Gestaltveränderungen, dass er weich und dehnsam ist, aber einmal befreit, nimmt er eine specifisch bestimmte, durch innere Kräfte bedingte Gestalt an. Endlich, meist nach einigen Stunden, kommt die Schwärmspore zur Ruhe; wird sie durch geeignete Mittel getödtet, so zieht sich der Protoplasmakörper zusammen und (*E*, *F*, *p*) lässt nun eine feine Zellhaut erkennen, die er bei seinem Austritt und am Anfang des Schwärmens nicht besass. Einmal zur Ruhe gekommen verändert er auch seine Gestalt und nimmt er an Volumen zu, indem sich im Inneren flüssiger Zellsaft ansammelt. Die so gebildete Zelle wächst nun in einer der specifischen Natur der Pflanze entsprechenden Weise, in unserem Beispiel vorwiegend in die Länge (Fig. 3. *D* und *H*), worauf weitere Veränderungen (hier z. B. Zelltheilungen) eintreten.

Diese und zahlreiche andere Beispiele zeigen uns, dass der Protoplasmakörper die Zelle bildet; die Zelle, in dem oben definirten Sinn, ist offenbar nur eine weitere Entfaltungsform desselben, die gestaltenden Kräfte gehen von ihm aus. Man hat sich daher gewöhnt, einen derartigen Protoplasmakörper selbst als Zelle zu betrachten und ihn als nackte, hautlose Zelle, primordiale Zelle, zu bezeichnen; er verhält sich zu einer mit Haut und Zellsaft versehenen Zelle etwa so, wie eine Larve zu dem fertigen Insect, welches sich, reicher gegliedert, aus jener entwickelt.

Die Entwickelung einer Schwärmspore, sowie die eines Fucuseies zeigt, was sich übrigens auch für jede andere Zelle bestimmt nachweisen lässt, dass die Substanz, aus der sich die Zellhaut bildet, vorher im Protoplasma in irgend einer unkenntlichen Form enthalten war; die Zellhautbildung muss also aufgefasst werden als eine Trennung vorher im Protoplasma gemengter Stoffe. Ebenso ist das Wasser des Zellsaftes, obgleich von aussen her aufgenommen, doch durch das Protoplasma eingetreten, und indem es sich als Zellsaft in dessen Inneren ansammelt, nimmt es lösliche Stoffe aus diesem auf; insofern erscheint auch die Bildung des Zellsaftes als eine Auseinanderlegung vorher im Protoplasma gemengter Stoffe. Wir werden später sehen, dass auch die Substanz des Zellkerns, wo er vorkommt, ursprünglich im Protoplasma vertheilt war, dass der Kern durch Ansammlung gewisser Protoplasmatheilchen um das Centrum der werdenden Zelle entsteht. So erscheint die mit Haut, Kern und Zellsaft versehene (entwickelte) Zelle als das Resultat einer Differenzirung vorher im Protoplasma gemengter Stofftheilchen. Das Wesentliche ist hierbei, dass diese Differenzirung immer zur Bildung concentrisch gelagerter Schichten führt, deren äussere, die Zellhaut, fest und elastisch, die mittlere, der Protoplasmaschlauch, weich und unelastisch ist. Ist die Zelle wie gewöhnlich anfangs ohne Saftraum, so ist in der Mitte das Protoplasma weicher und wasserreicher, oder es bildet sich hier ein Zellkern, der wenigstens bei jungen Zellen immer wasserreicher sein dürfte, als das umgebende Protoplasma. Tritt endlich der Zellsaft auf, so ist der Innenraum der Zelle mit wirklicher Flüssigkeit erfüllt, in welcher der Kern oft noch, vom Protoplasma umgeben, eine centrale Lage behauptet, oder, wie gewöhnlich, er tritt sammt dem Protoplasma an den Umfang des Saftraumes, er wird wandständig. Indem man früher nur diesen einen, allerdings am häufigsten der Beobachtung sich darbietenden Entwickelungszustand der Zelle in's Auge fasste, wo dieselbe als ein von der Zell-

wand begrenzter Saftraum erscheint, schien es gerechtfertigt, die Zelle als ein Bläschen zu definiren; es liegt aber auf der Hand, dass dieses Schema auf viele wirkliche Zellen nicht passt, z. B. auf junge Gewebezellen (wie Fig. 1. *A*), von deren wahrem Wesen man doch eine sehr unklare Vorstellung bekommen würde, wenn man sie als Bläschen auffassen wollte. Noch weniger passt der Ausdruck auf den Bau der Schwärmzellen und der Fucuseier.

§ 2. Verschiedenheit der Zellformen. Bei den im vorigen Paragraphen geschilderten Gestaltungen bleibt die Entwickelung der Zellen selten stehen. Gewöhnlich treten in den einzelnen Theilen der Zelle noch weitere Formenveränderungen auf. Das Gesammtvolumen der ganzen Zelle nimmt unter entsprechender Vermehrung des Zellsaftes gewöhnlich längere Zeit hindurch zu; nicht selten steigert es sich auf das Hundert- ja Tausendfache des Volumens, welches die Zelle bei ihrer Entstehung besass. Während dieser Vergrösserung wird gewöhnlich der Umriss, die Gesammtform der ganzen Zelle verändert; war sie anfangs rundlich oder polyedrisch, so kann sie später langgestreckt, fadenförmig, schlauchartig, lang prismatisch oder breit tafelförmig, vielarmig verzweigt erscheinen. Die Zellhaut kann an Dicke sehr bedeutend zunehmen; gewöhnlich ist diese Verdickung ungleichförmig: einzelne Stellen bleiben dünn, an anderen springt die verdickte Zellhaut nach innen oder nach aussen hin vor, es treten bandförmige Erhabenheiten, Stacheln, Buckeln u. s. w. auf. In der Substanz der Zellhaut selbst machen sich Verschiedenheiten geltend, welche dahin streben, ihr eine grössere Festigkeit, Elasticität, Härte, oder umgekehrt mehr Weichheit, Schmiegsamkeit zu ertheilen. — Das Protoplasma kann bei jenen Vorgängen an Masse immer mehr zurücktreten, so dass es schliesslich eine ungemein dünne Haut darstellt, die der Zellwand so dicht anliegt, dass sie erst bei der Zusammenziehung sichtbar wird; es kann nach vollendetem Wachsthum der Zellhaut auch ganz verschwinden. In vielen anderen Fällen aber vermehrt sich das Protoplasma bei der Volumenzunahme der Zelle; es bildet einen dickwandigen Sack, dessen Substanz in beständiger Bewegung begriffen ist, oft durchziehen fadenartige oder bandförmige Protoplasmastränge den Saftraum der Zelle. In den äusserlich grün erscheinenden Zellen sondern sich gewisse Theile des Protoplasmas ab und nehmen eine grüne Färbung an; diese Chlorophyllkörper können in Form von Bändern, Sternen, unregelmässigen Klumpen auftreten, gewöhnlich aber bilden sie zahlreiche rundliche Körner und immer erscheinen die Chlorophyllkörper als Theile des gesammten Protoplasmakörpers einer Zelle. Zuweilen sind dem grünen Farbstoff, der diese Theile des Protoplasmas tingirt, anders gefärbte (rothe, blaue oder gelbe) Pigmente beigemengt[1]), oder die Chlorophyllkörper nehmen später durch Veränderungen ihres Farbstoffs andere, meist gelbe oder rothe Färbung an. Auch im Zellsaft können Farbstoffe gelöst auftreten. Die anderen, äusserst zahlreichen in der Zelle entstehenden chemischen Verbindungen sind meist im Zellsaft gelöst; manche derselben nehmen aber bestimmte Formen an, es entstehen Fettkörner, Oeltropfen, häufig echte Krystalle oder krystallähnliche Körper; eine der gewöhnlichsten, mit Ausnahme der Pilze und einiger Algen und Flechten wohl in allen Pflanzen vorkommenden körnigen Verbindungen sind die Stärkekörner, die oft in einer alle anderen Stoffe überwiegenden Menge in den Zellen angehäuft werden.

1) Chlorophyll der Florideen, Oscillatorien, Diatomeen (Rosanoff, Ascarasy, Millardet).

Da die verschiedenen Ausbildungsformen der Zellen mit der Stellung, die sie im Leben der Pflanze einnehmen, innig zusammenhängen, da sie ihren Functionen und den äusseren Lebensbedingungen auf's Genaueste angepasst sein müssen, so sind die Verschiedenheiten der Zellen natürlich eben so gross, wie die vorkommenden Combinationen dieser Verhältnisse; jede erschöpfende Eintheilung der Zellformen müsste daher eine ungemein weitläufige werden und sie würde, da eine solche Eintheilung vielfach künstlich ausfiele, keinen wissenschaftlichen Nutzen haben. Ich will eine solche auch nicht versuchen, halte es aber für erspriesslich, dass der Anfänger sogleich auf einige der wichtigsten und allgemeinsten Beziehungen hingewiesen werde.

Die am vollkommensten ausgebildeten Zellen finden sich bei einigen Familien der Algen, den Conjugaten, Siphoneen und Diatomeen. Da hier eine und dieselbe Zelle die Organe aller vegetativen Functionen in sich vereinigt und zugleich eine gewisse Vielseitigkeit in den Lebenserscheinungen auftritt, so gewinnt die ganze Zelle einen hohen Grad der Differenzirung, die einzelnen Theile, die Zellhaut, der Protoplasmakörper und seine Einschlüsse zeigen eine so mannigfaltige Gliederung, wie sie an den verschiedenen Theilen einer und derselben Zelle gleichzeitig sonst nicht vorkommt. Dazu kommt noch, dass hier oft dieselbe Zelle die verschiedensten Metamorphosen durchzumachen hat, so dass sie neben der mannichfaltigen räumlichen Gliederung auch noch eine Reihenfolge zeitlicher Gestaltveränderungen darbietet. Daher sind diese Algenformen für eine sichere Auffassung des Wesens der Zelle so wichtig geworden (Buch II, Algen). Vor Allem sind diese Zellen auch dadurch ausgezeichnet, dass sie, nachdem sie den höchsten Grad der Ausbildung erreicht haben, im Stande sind, sich zu theilen, sich zu vermehren, dass sie endlich eher oder später ihre Zellhaut aufgeben, ihren Protoplasmakörper sammt allen brauchbaren Einschlüssen desselben (Stärke, Oel, Chlorophyll u. s. w.) zusammenziehen, das Zellsaftwasser ausstossen und eher oder später eine neue Zelle bilden.

Uebergehen wir die unzähligen Zwischenformen und wenden wir uns sofort zu dem anderen Extrem, zu denjenigen Pflanzen, wo ein Individuum meist aus Tausenden, ja Millionen von Zellen besteht, wie es bei den Gefässkryptogamen und Phanerogamen der Fall ist, und wo zugleich die verschiedenen Theile des Pflanzenkörpers ganz verschiedene morphologische Ausbildung erfahren und verschiedenen Functionen zur Erhaltung des Ganzen angepasst sind. Da finden wir denn, dass gewisse Zellen niemals ihre volle Ausbildung erreichen, sie bleiben beständig in dem Jugendzustand, den unsere Fig. 1. *A* darstellt, sie dienen aber dem Ganzen dadurch, dass sie beständig neue Zellen durch Theilung erzeugen, die dann ihrerseits eine weitere Ausbildung erfahren. Solche ausschliesslich der Aufgabe der Erzeugung neuer Zellen dienende Zellen findet man an der Spitze jeder Wurzel, jedes Zweiges, häufig an der Basis der Blätter. Die hier erzeugten Zellen erfahren nun je nach ihrer Lage verschiedene Ausbildung, und zwar meist so, dass ganze schichtenweis oder strangartig angeordnete Complexe dem gleichen Bildungstriebe folgen. Die einen wachsen rasch nach allen Richtungen hin, ihre Wand bleibt dünn, die grösste Masse ihres Protoplasmas verwandelt sich in Chlorophyll; sie sind reich an Zellsaft und dienen, wie wir später sehen werden, der Assimilation, d. h. der Erzeugung neuer organischer Substanz, welche aus den Elementen der aufgenommenen Nährstoffe gewonnen wird; an anderen Stellen derselben Pflanze strecken sich die Zellen sehr in die Länge, ihr Querdurchmesser bleibt klein, sie bilden kein Chlorophyll; ein Theil derselben bleibt saftig und dient zur Fortleitung gewisser assimilirter Stoffe, andere Zellen desselben Stranges verdicken schnell ihre Wandungen in mannigfaltiger Weise, ihre Querwände werden aufgelöst, zahlreiche Zellen einer Reihe treten in offene Verbindung, bilden ein langes Rohr (Gefäss), aus welchem das Protoplasma und der Zellsaft verschwindet, sie dienen dann als luftführende Canäle für das Innere der Pflanze. In ihrer Nachbarschaft bilden sich die Holzzellen; sie sind meist faserförmig, lang gestreckt, ihre Wand stark verdickt und die Substanz derselben chemisch verändert (verholzt); sie bilden in ihrer Gesammtheit ein festes Gerüst, welches die übrigen Gewebe stützt, dem Ganzen Festigkeit und Elasticität verleiht und zur raschen Fortleitung des Wassers durch den

Pflanzenkörper besonders geeignet ist. Im Gewebe der Knollen, Zwiebeln, Samen bleiben die meisten Zellen dünnwandig, sie füllen sich im Innern mit eiweissartigen Stoffen, Stärke, Fett, Inulin u. s. w., um dieselben später, wenn neue Organe sich bilden, als Material zum Aufbau neuer Zellen herzugeben. So könnten wir noch eine ansehnliche Reihe anderer Gewebeformen anführen, den Kork, die Samenschalen, den Steinkern der Steinfrüchte u. s. w., welche sämmtlich darin übereinstimmen, dass sie durch eine eigenthümliche Ausbildung ihrer Zellwände die nöthige Festigkeit und Härte erlangen, um als schützende Hüllen zu dienen für die anderen noch entwickelungsfähigen Zellenmassen; bei ihnen verschwindet der Inhalt, sobald die Zellwand jene Eigenschaften angenommen hat, der Zweck also erreicht ist.

Jede der hier genannten Zellenformen einer und derselben Pflanze dient also vorwiegend oder ausschliesslich nur einem Zweck; diesem entsprechend ist entweder die Zellhaut, oder der Protoplasmakörper, das Chlorophyll, der Zellsaft, oder die körnigen Ablagerungen desselben einseitig nnd vorwiegend ausgebildet. Sehr gewöhnlich verlieren diese einseitig ausgebildeten Zellen die Fähigkeit, sich fortzupflanzen, sich durch Theilung zu vermehren; sie gehen, wenn sie ihre Function erfüllt haben, zu Grunde, oder es bleibt von ihnen nur das verholzte Gerüst, die Zellhaut, übrig. Die ganze Pflanze, deren Theile jene Zellen sind, kann als solche dabei fortbestehen; an bestimmten Stellen besitzt sie Zellen, die zu geeigneter Zeit wieder neue Zellencomplexe erzeugen, welche von Neuem geeignet sind, alle jene Functionen zeitweilig zu erfüllen.

§ 3. **Entstehung der Zellen.** Die Entstehung einer neuen Zelle beginnt immer mit der Neugestaltung eines Protoplasmakörpers um ein neues Bildungscentrum; das Material dazu wird immer von schon vorhandenem Protoplasma geliefert; der neu constituirte Protoplasmakörper umkleidet sich eher oder später mit einer Zellhaut. Diess sind die einzigen, allen Neubildungen von Zellen gemeinsamen Vorgänge. — Eine mehr in's Einzelne gehende Darlegung erfordert sofort die Unterscheidung verschiedener Fälle, wenn man nicht zu unrichtigen Verallgemeinerungen geführt werden will, da sich bei der Neubildung von Zellen eine grosse Mannigfaltigkeit geltend macht.

Mir scheint es zweckmässig und naturgemäss, drei Haupttypen zu unterscheiden: 1) die Erneuerung oder Verjüngung einer Zelle, d. h. die Bildung einer neuen Zelle aus dem gesammten Protoplasma einer schon vorhandenen Zelle, 2) die Conjugation oder die Verschmelzung von zwei (oder mehr) Protoplasmakörpern zur Bildung einer Zelle, 3) die Vermehrung einer Zelle durch Erzeugung von zwei oder mehr Protoplasmakörpern aus einem. Jeder dieser Typen zeigt mannigfaltige Abänderungen und Uebergänge zu den anderen. Ganz besonders bei der Vermehrung der Zellen tritt eine grosse Mannigfaltigkeit hervor; es sind hier zunächst zwei Fälle zu unterscheiden, je nachdem zur Bildung der neuen Zellen nur ein Theil des Protoplasmas der Mutterzelle verwendet wird (freie Zellbildung) oder die Gesammtmasse desselben in die Tochterzellen übergeht (Theilung). Der letzte, bei weitem häufigste Fall zeigt nun wieder Verschiedenheiten, je nachdem die sich abgrenzenden, um neue Centra sich sammelnden Protoplasmamassen sich unter Ausstossung von Wasser zusammenziehen und abrunden oder nicht, je nachdem schon während der Theilung oder erst nach ihrer Vollendung Zellhaut ausgeschieden wird, und je nach dem Auftreten von Zellsaft und Zellkernen.

Im Verlauf der Vegetation jeder Pflanze kommen immer verschiedene Zellbildungsformen zur Anwendung. Die Zelltheilung tritt bei allen Pflanzen ohne Ausnahme auf, auf ihr beruht immer die Ausbildung des Vegetationskörpers, die

Erzeugung des Zellgewebes; die freie Zellbildung kommt bei der Bildung der Ascosporen der Pilze und Flechten und im Embryosack der Phanerogamen vor; die Zellbildung durch Conjugation ist in ihrer typischen Form (s. unten) auf einzelne Gruppen der Algen und Pilze (zum Zweck der Fortpflanzung) beschränkt, die Erneuerung oder Verjüngung von Zellen findet sich bei der Bildung einer Schwärmspore aus dem ganzen Inhalt einer vegetativen Zelle bei vielen Algen, analoge Erscheinungen kommen bei der geschlechtlichen Fortpflanzung der Kryptogamen vor.

Im Folgenden versuche ich nun, eine übersichtliche Darstellung der verschiedenen Zellbildungsformen nach den oben angedeuteten Principien zu geben. Die in einem Lehrbuch nöthige Kürze mag es entschuldigen, wenn die zu einer tieferen Begründung nöthigen Weitläufigkeiten wegbleiben.

A. Zellbildung durch Erneuerung oder Verjüngung einer Zelle. Ein klares Beispiel giebt uns die Bildung der Schwärmsporen von Stigeoclonium insigne (Fig. 3. § 1): der gesammte Inhalt einer vegetativen Zelle eines Fadens zieht sich zusammen, stösst einen Theil des Zellsaftwassers aus; die Anordnung des differenzirten Protoplasmakörpers wird verändert, die Chlorophyllstreifen verwischen sich; die Gesammtform des Protoplasmakörpers wird eine andere, indem er seine Zellhaut verlässt; der jetzt ovoidische vorher fast cylindrische Körper zeigt nun ein breites grünes, ein hyalines schmaleres Ende; das letztere wird nach beendigtem Schwärmen zur Basis, das grüne Ende wächst allein durch Spitzenwachsthum weiter, sobald sich die neue Zelle mit einer Zellhaut umscheidet hat. Die Beobachtungen Pringsheims am Oedogonium zeigen auch, dass die Wachsthumsrichtung der verjüngten Zelle senkrecht steht auf ihrer ursprünglichen Wachsthumsrichtung vor der Verjüngung, denn das hyaline, später sich anheftende, sog. Wurzelende der Schwärmspore bildet sich (Fig. 4. *A, E*) an der Seite, nicht am oberen oder unteren Ende des Protoplasmakörpers. Es findet also eine wesentlich andere räumliche Orientirung des ganzen Protoplasmakörpers einer Zelle statt, der frühere Querschnitt der Zelle wird jetzt zum Längsschnitt derselben und der daraus hervorgehenden Pflanze. Das Material bleibt, so weit ersichtlich, dasselbe, es findet aber eine neue Anordnung desselben statt; diess ist morphologisch entscheidend und im Wesentlichen beruht jede Neubildung von Zellen nur auf einer neuen Anordnung bereits vorhandenen Protoplasmas; daher darf und muss die Verjüngung einer Zelle morphologisch als Neubildung einer solchen betrachtet werden.

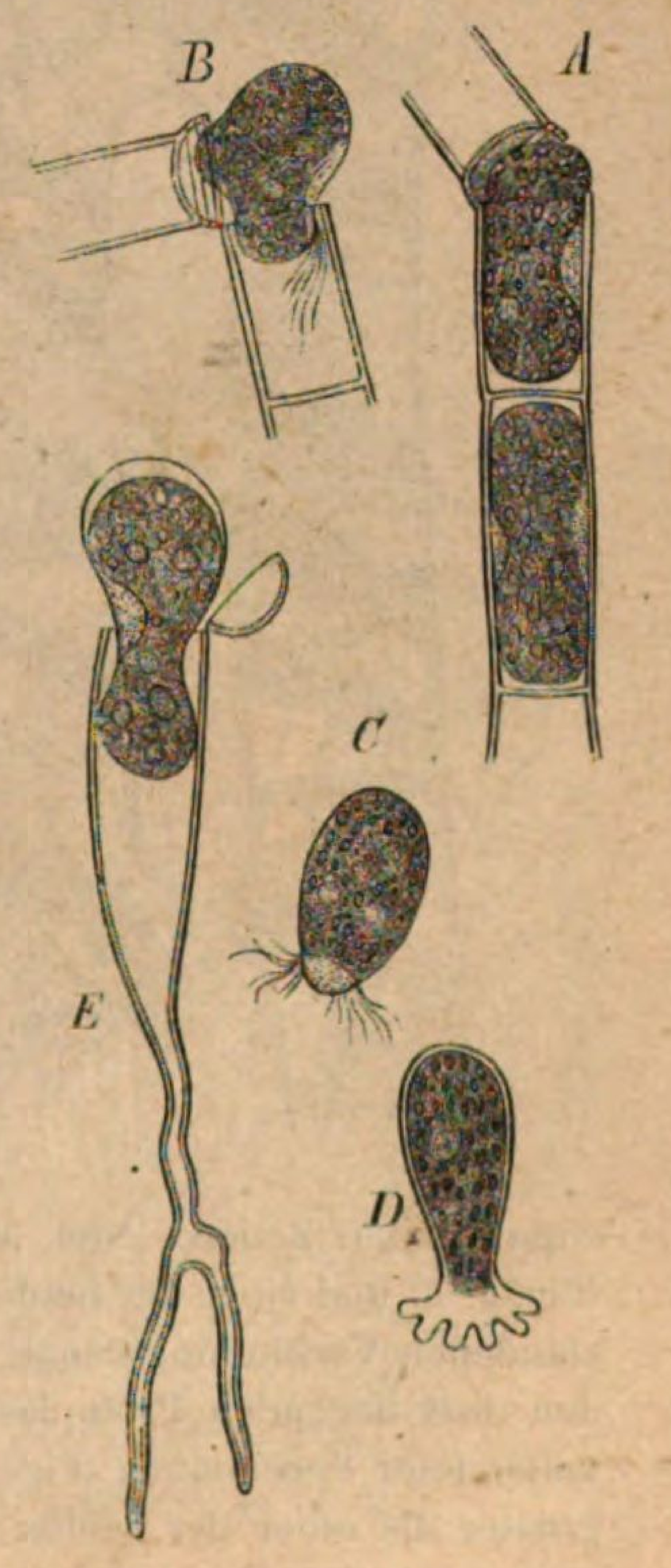
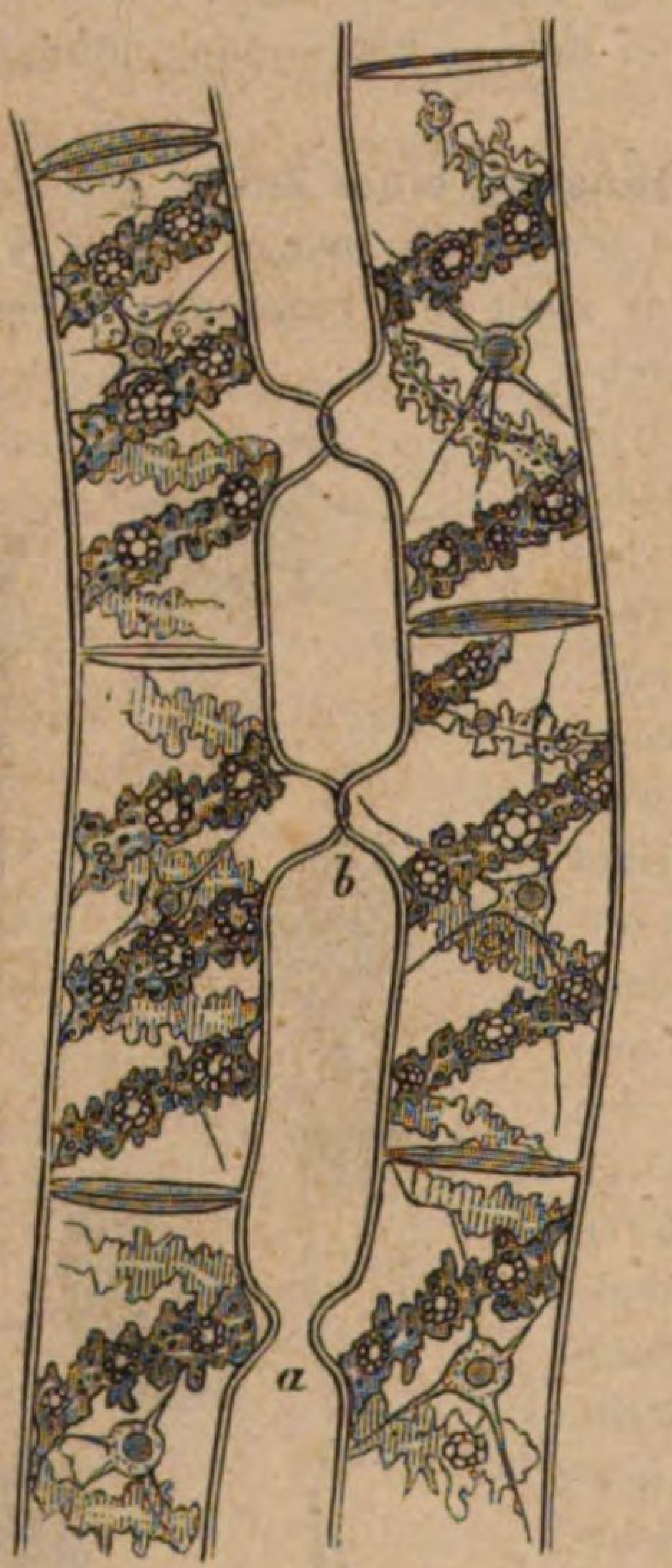


Fig. 4. *A*, *B* Austritt der Schwärmsporen eines Oedogonium, *C* eine solche frei, in Bewegung, *D* dieselbe, nachdem sie sich festgesetzt und die Haftscheibe gebildet hat; *E* Austritt des gesammten Protoplasmas einer Keimpflanze von Oedogonium in Form einer Schwärmspore (350). Nach Pringsheim Jahrb. f. wiss. Bot. I. Taf. I.

B. Zellbildung durch Conjugation. Die Protoplasmakörper zweier oder mehrerer Zellen verschmelzen zur Bildung eines gemeinschaftlichen Protoplasmakörpers, der sich mit einer Zellhaut umgiebt, und eine mit anderen Eigenschaften begabte Zelle darstellt. — Zur Erläuterung dieses Vorgangs, der zahlreiche Variationen zulässt, betrachten wir die Conjugation einer unserer gemeinsten Fadenalgen, der Spirogyra longata (Fig. 5 u. 6). Jeder Faden (Fig. 5) besteht aus einer Reihe unter sich gleichartiger, cylindrischer Zellen, deren jede einen Protoplasmaschlauch enthält; dieser enthält eine verhältnissmässig grosse Menge von

Zellsaft, in dessen Mitte ein Zellkern schwebt, der von einem kleinen Protoplasmaklumpen umhüllt und durch Protoplasmafäden an den Sack angeheftet ist; in Letzterem liegt ein Chlorophyllband, welches schraubenförmig gewunden ist und an bestimmten Stellen Stärkekörner enthält. — Die Conjugation findet in diesem Falle immer zwischen den gegenüberliegenden Zellen zweier Fäden statt, welche sich mehr oder weniger parallel neben einander gelegt haben; sie wird vorbereitet dadurch, dass die Zellen seitliche Ausstülpungen wie in Fig. 5 bei *a* treiben; diese wachsen so lange fort, bis sie auf einander treffen (*b*). Darauf contrahirt sich der Protoplasmaschlauch jeder betheiligten Zelle; er löst sich scharf ab von der ihn umgebenden Zellhaut, rundet sich ellipsoidisch ab und zieht sich unter Ausstossung des Zellsaftwassers immer mehr zusammen. Diess geschieht gleichzeitig in den beiden



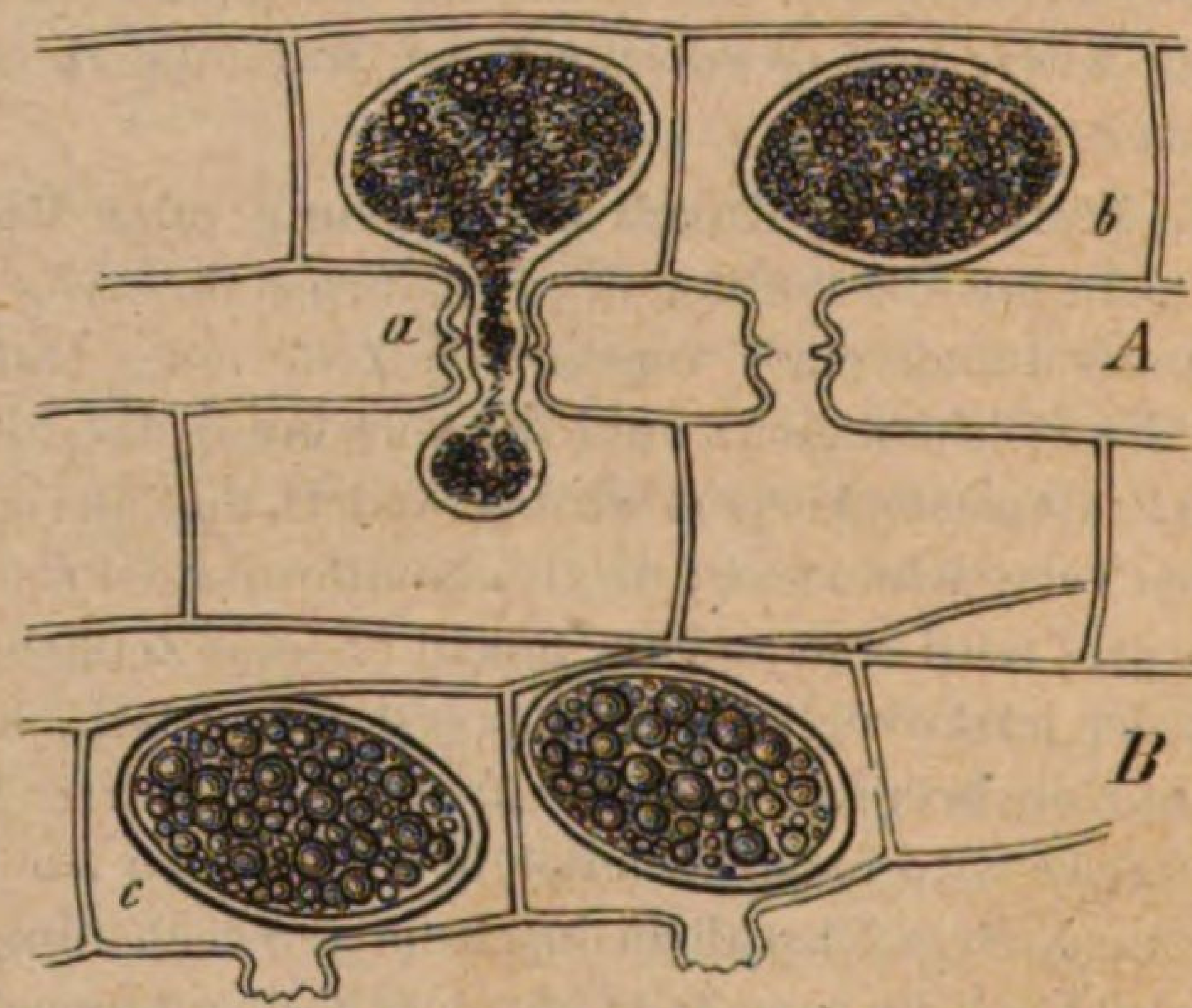


Fig. 5 und 6. Spirogyra longata; Fig. 5. Einige Zellen zweier zur Copulation sich vorbereitender Fäden; sie zeigen die schraubenförmig gewundenen Chlorophyllbänder, in denen an verschiedenen Stellen kranzartige Anordnungen von Stärkekörnern liegen, ausserdem sind kleine Oeltröpfchen in ihnen vertheilt (vergl. § 6); so verhält sich das Chlorophyll nach Einwirkung starken Sonnenscheins; man sieht ausserdem die Zellkerne in den Zellen, deren jeder von Protoplasma umgeben ist, von welchem Stromfäden zur Zellwand hin- und hergehen; *a* und *b* die Aufstülpungen zur Vorbereitung der Conjugation. — Fig. 6. *A* in Conjugation begriffene Zellen; bei *a* schlüpft der Protoplasmakörper der einen Zelle soeben hinüber in die andere Zelle; bei *b* ist diess geschehen; das Chlorophyllband sammt Stärkekörnern noch theilweise zu erkennen. *B* die jungen Zygosporen mit Haut umkleidet; der Protoplasmakörper enthält zahlreiche Oeltropfen. (550).

copulirenden Zellen. Nun öffnet sich die Zellwand zwischen den beiden Ausstülpungen (Fig. 6. *a*) und einer der beiden ellipsoidischen Protoplasmakörper drängt sich in den so entstandenen Verbindungscanal, er gleitet langsam hinüber in den anderen Zellraum; sowie er den dort liegenden Protoplasmakörper berührt, verschmilzt er mit ihm (Fig. 6. *a*); nach vollendeter Vereinigung (Fig. 6. *b*) ist der vereinigte Körper wieder ellipsoidisch und kaum grösser als einer der beiden, die ihn zusammensetzen; offenbar hat während der Vereinigung noch eine Contraction unter Ausstossung von Wasser stattgefunden. Die Verschmelzung macht den Eindruck, als ob zwei Flüssigkeitstropfen sich vereinigten; das Protoplasma ist aber niemals eine Flüssigkeit und abgesehen von anderen Umständen zeigt eine Thatsache, dass hier ganz besondere Kräfte, die jeder Flüssigkeit fehlen, thätig sind; das schraubenförmige Chlorophyllband nämlich bleibt bei der Contraction jedes der beiden conjugirenden Protoplasmakörper erhalten, nur wird es eng zusammengezogen; während der Vereinigung nun legen sich die Enden der beiden Chlorophyllbänder so an einander, dass sie jetzt ein Band bilden. — Der conjugirte Protoplasmakörper umkleidet sich mit einer Zellhaut und bildet eine sogen. Zygospore, welche nach mehrmonatlicher Ruhe keimt und einen neuen

Zellenfaden erzeugt. Mit mehr oder minder grossen Abweichungen von diesem Schema erfolgt nun die Conjugation bei einer artenreichen Algengruppe, bei den Conjugaten, denen die Diatomeen zuzuzählen sind, und bei manchen Pilzen. Bei letzteren treten schon erheblichere Abweichungen auf (Syzygites, Mucor stolonifer). — Bei Spirogyra nitida kommt es (nach De Bary: Conjugaten p. 6) auch vor, dass eine Zelle sich mit zwei anderen copulirt und ihre Protoplasmamassen in sich aufnimmt, dann entsteht also eine Zygospore aus drei Zellinhalten. — Bei den Myxomyceten verschmelzen die eigenthümlich beweglichen Schwärmsporen (Myxoamöben) nach und nach in grosser Zahl und bilden endlich grosse, bewegliche, hautlose Protoplasmakörper, die Plasmodien, die sich erst später in zahlreiche Zellen umwandeln.

In den bisher betrachteten Fällen sind die sich vereinigenden Protoplasmakörper gleichgross; der Befruchtungsprocess vieler Kryptogamen weicht nur dadurch ab, dass die beiden verschmelzenden Protoplasmakörper sehr ungleiche Grösse und sonst verschiedene Eigenschaften haben. Wir werden im II. Buch bei der Fortpflanzung der Kryptogamen ausführlich darüber handeln; hier sei vorläufig nur bemerkt, dass die männlichen, beweglichen Befruchtungskörper (Spermatozoiden) der Kryptogamen nackte Protoplasmagebilde sind, denen man den Werth einer Primordialzelle zuerkennt; im weiblichen Organ dieser Pflanzen findet sich eine Zelle, die sich nach aussen öffnet; sie enthält einen Protoplasmakörper, der durch die Spermatozoiden befruchtet wird. In sicher beobachteten Fällen (Oedogonium, Vaucheria) verschmelzen diese mit jenen, worauf erst die Neubildung einer Zelle erfolgt. Hier, wie bei der Conjugation der Conjugaten und mancher Pilze ist die so durch Verschmelzung entstandene Zelle immer eine Fortpflanzungszelle, mit ihr beginnt die Bildung eines neuen Pflanzenindividuums. Bei der Befruchtung ist einer der beiden Körper sichtlich sehr verschieden vom anderen, man darf annehmen, dass auch bei der Conjugation eine solche, wenn auch versteckte Differenz besteht.

C. Freie Zellbildung. In dem Protoplasmakörper einer Zelle treten neue Bildungsmittelpuncte auf, um jeden derselben sammelt sich ein Theil des Protoplasmas und bildet eine Zelle; e i n a n d e r e r T h e i l d e s L e t z t e r e n b l e i b t ü b r i g und stellt den noch verbleibenden Protoplasmakörper der Mutterzelle dar, die hier noch mehr oder minder lange Zeit fortlebt. — Die neuen Bildungsmittelpuncte können durch vorausgehendes Erscheinen von Zellkernen angedeutet werden oder nicht. — Gewöhnlich ist die Zahl der so entstehenden Tochterzellen eine ziemlich grosse. Ich wähle als Beispiel zunächst

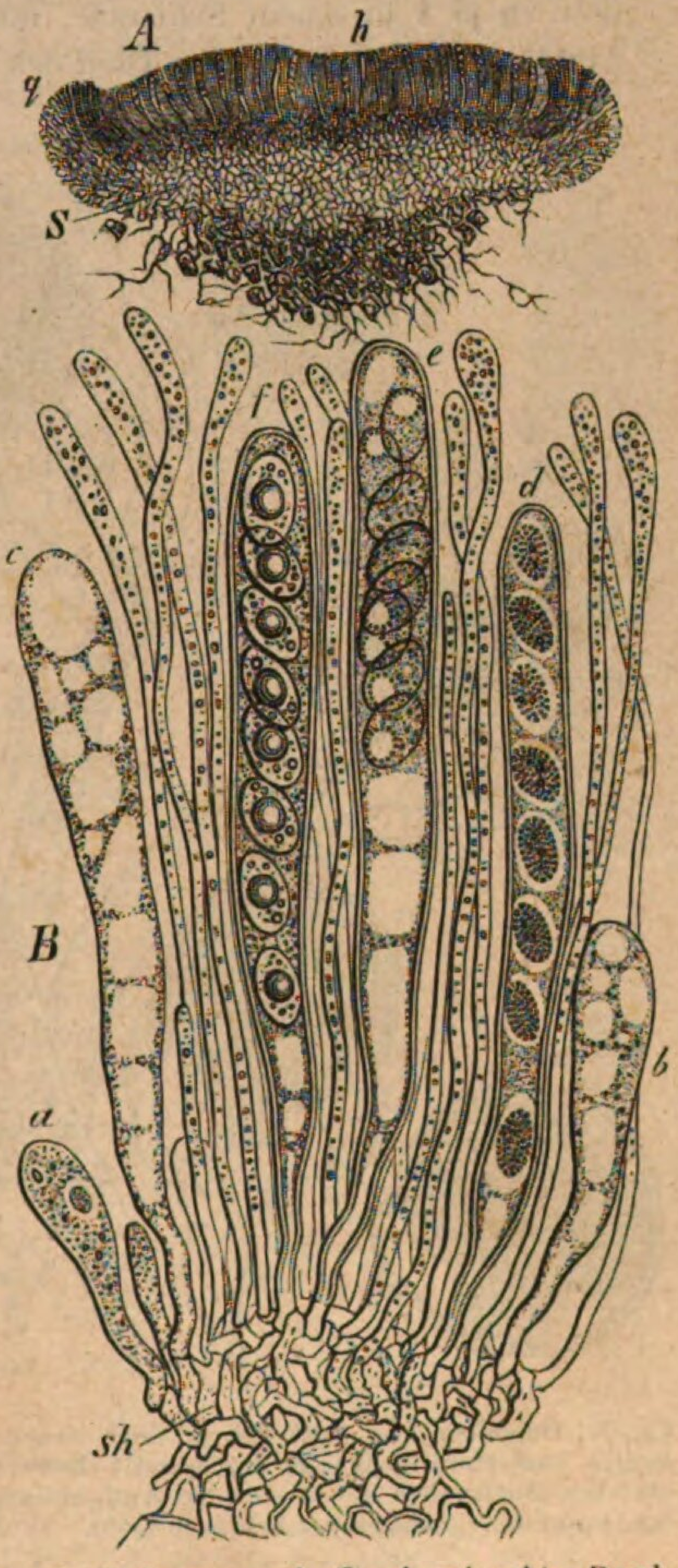


Fig. 7. Peziza convexula (?); *A* senkrechter Durchschnitt der ganzen Pflanze, etwa 20mal vergröss.; *h* Hymenium, d. h. die Schicht, in welcher die sporenbildenden Schläuche liegen; *s* der Gewebekörper des Pilzes, der am Rande *q* das Hymenium napfartig umhüllt; an der Basis treten aus dem Gewebe *s* feine Fäden hervor, die zwischen Erdkörnchen hinwachsen. — *B* ein kleiner Theil des Hymeniums nach 550maliger Vergr.; *sh* subhymeniale Schicht dicht verflochtener Zellenfäden (Hyphen); *a—f* sporenbildende Schläuche, dazwischen dünnere Schläuche, die Paraphysen, in denen rothe Körnchen liegen.

die Sporenbildung eines kleinen Ascomyceten, einer Peziza[1]) (Fig. 7). Die schlauchförmigen Mutterzellen der Sporen sind anfangs (bei *a*) dicht mit Protoplasma erfüllt und enthalten je einen kleinen Zellkern. Dieser verschwindet, d. h. seine Substanz vertheilt sich in der des Protoplasmas, dieses wird später schaumig, d. h. es treten rundliche Safttropfen in ihm auf (bei *b* und *c*). Die Sporenbildung wird dadurch vorbereitet, dass sich das Protoplasma im oberen Theil des Schlauchs condensirt, im unteren schaumig bleibt (siehe *e* und *f*). Der Sporenbildung selbst geht in diesem Falle das Erscheinen von Zellkernen nicht voraus, auch bleiben die Sporen immer ohne einen Kern; diess ist um so lehrreicher, als bei anderen Pezizen (z. B. P. confluens nach De Bary) sich zunächst Kerne bilden, um deren jeden sich ein Protoplasmaklumpen sammelt[2]), der dann die Spore bildet. Die Sporen entstehen hier zu je 8 in einem Schlauch, innerhalb des oberen, dichten Protoplasmas, d. h. um 8 Puncte sammelt sich je ein Theil des letzteren zu einer ellipsoidischen Masse (*d*); jede solche Ansammlung besteht anfänglich aus grobkörnigem Protoplasma, umgeben von einem hellen Hofe; ein Quantum feinkörnigen Protoplasmas bildet gewissermassen die Grundsubstanz, in der die Sporen eingebettet sind. Später wird jede Spore schärfer begrenzt, der helle Hof verschwindet, (bei *e*), ihre Substanz selbst wird feinkörniger, heller, und in einem Brennpunct ihrer Gestalt bildet sich eine Vacuole, d. h. ein durchsichtiger Tropfen Flüssigkeit. Endlich umgiebt sich jede Spore mit einer festen Haut, die Vacuole schwindet und im Centrum tritt ein grosser Tropfen eines stark lichtbrechenden Oels auf, neben zahlreichen kleineren Oeltropfen.

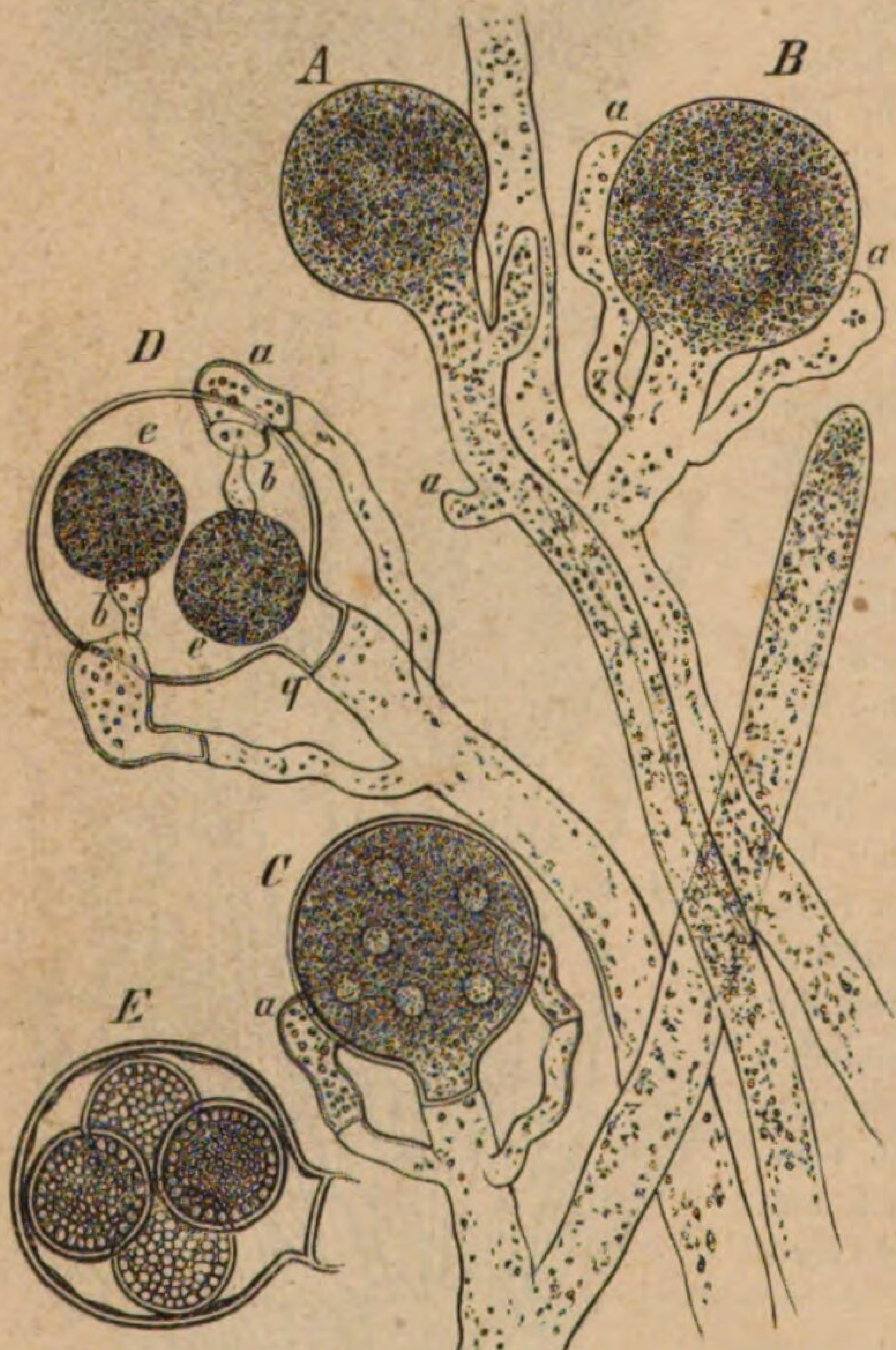


Fig. 8. Oogonien und Antheridien einer neuen Species von Achlya (auf Holz in Wasser wachsend); Entwickelungsfolge nach den Buchstaben *A—E*. — *a* das Antheridium, *b* dessen in das Oogonium eindringender Schlauch (550). Vergl. den Text.

D. Entstehung der Zellen durch Theilung der Mutterzelle. In dem Protoplasma einer Zelle treten neue Bildungsmittelpuncte auf, um jeden derselben sammelt sich ein Theil des Protoplasmas der Mutterzelle, um eine neue Zelle zu bilden: hierbei wird das ganze Protoplasma der Mutterzelle vollständig verbraucht, von dieser bleibt nur die Zellhaut übrig, wenn sie eine solche besitzt, was nicht immer der Fall ist. Besitzt die Mutterzelle einen Zellkern, so löst sich dieser gewöhnlich im Protoplasma auf[3]); es ist diess die erste Vorbereitung zur Theilung; dann treten eben-

1) Sie ist um Bonn häufig auf Erde zwischen Phascum an Waldwegen, im März. Der Becher ist 1—2 Mill. breit, ziegelroth, sitzend, mit wenig vorspringendem Rand; nach Rabenhorst: Deutschlands Kryptogamenflora 1844, p. 368, könnte es P. convexula sein.

2) Im Embryosack der Phanerogamen bilden sich neue Kerne im Protoplasma, um diese je eine Zelle (vergl. II. Buch, Coniferen, Monocotylen, Dicotylen).

3) Ausnahme bei der Sporenbildung von Anthoceros, wo der Zellkern der Mutterzelle sich nicht löst, bevor 4 neue Kerne gebildet sind.

soviel neue Zellkerne auf[1]), als Tochterzellen entstehen sollen, und diese ordnen sich so, dass sie die Mittelpuncte der werdenden Zellen einnehmen.

Erster Fall. Zelltheilung mit Contraction und Abrundung der Tochterzellen.

a) Zellhaut wird erst nach vollendeter Theilung von den bereits isolirten Tochterzellen ausgeschieden. Ein Beispiel liefert die Bildung der Oosporen von Achlya (Fig. 8). Am Ende einer schlauchförmigen Zelle oder eines Zweiges derselben sammelt sich das Protoplasma, das Schlauchende selbst schwillt kugelig an (*A*, *B*) und wird durch eine Querwand (*C*) zur selbständigen Zelle (dem Oogonium). In dem Protoplasma treten zuweilen zellkernartige Gebilde auf (wie in *C*), gewöhnlich aber nicht. Der ganze Protoplasmakörper zerfällt darauf in 2, 3, 4 oder mehr Theile, die sich sehr schnell vollkommen sphärisch abrunden (bei zahlreichen Beobachtungen habe ich niemals eine Mittelform zwischen *C* und *D* gesehen). Die so gebildeten Theile (*e*, *e* in *D*) ziehen sich während ihrer Absonderung sehr stark zusammen, d. h. ihr Protoplasma verdichtet sich unter Ausstossung von Wasser; erst nachdem sie durch Antheridienschläuche (*a*, *b* in *D*) befruchtet worden sind, umhüllen sie sich mit einer Zellhaut.

Diese Form der Zelltheilung hat in ihrem ganzen Verlauf offenbar eine grosse Aehnlichkeit mit der freien Zellbildung, sie unterscheidet sich eben nur durch den Umstand von ihr, dass hier das ganze Protoplasma sich um mehrere Mittelpuncte sammelt. Würde, was wohl auch vorkommt, der ganze Protoplasmakörper sich zusammenziehend nur eine Kugel bilden, so hätte man einen der »Erneuerung oder Verjüngung« analogen Fall. Würden sich die Kugeln schon während ihrer Trennung mit reichlich ausgeschiedenem Zellstoff umhüllen, so würde der Vorgang eine grosse Aehnlichkeit mit der Pollenbildung vieler Dicotylen (s. unten) gewinnen.

Uebrigens kommt (Fig. 9) bei derselben Pflanze eine Variation dieses Theilungsvorgangs vor, wenn sie ihre Schwärmsporen bildet; hier zerfällt das Protoplasma im keulig angeschwollenen Ende eines Schlauches in sehr zahlreiche kleine Portionen (*A*), die erst nach ihrem Austritt aus dem Sporangium (*B*) sich völlig abrunden (*a*) und mit einer dünnen Haut umgeben, welche sie kurz darauf verlassen (*b*), um sich schwärmend zu entfernen (*c*).

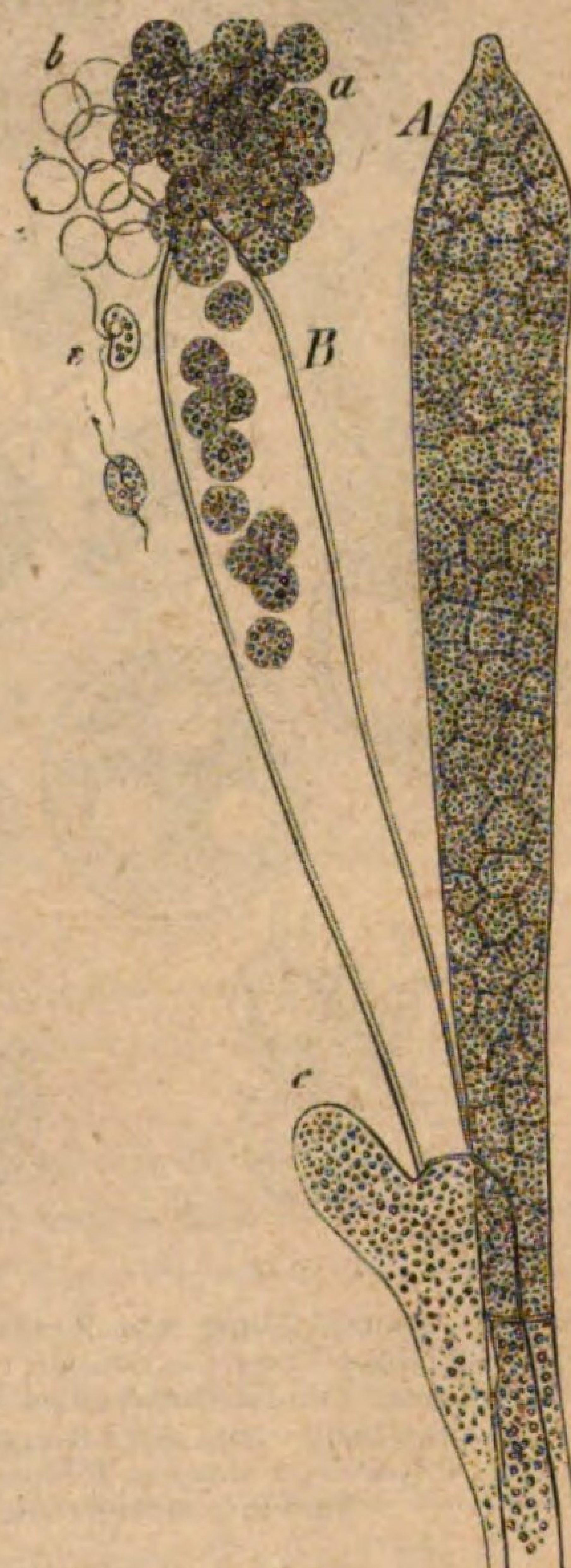


Fig. 9. Zoosporangien einer Achlya (550): *A* noch geschlossen, *B* die Zoosporen entlassend, unter ihm eine seitliche Sprossung *c*; *a* die eben ausgetretenen Zoosporen, *b* zurückgelassene Häute der bereits ausgeschwärmten, *c* schwärmende Zoosporen.

Die Sporenbildung der Moose, Gefässkryptogamen und die Pollenbildung der Phanerogamen findet überall durch Theilung der Mutterzellen in 4 Theile statt, entweder durch wiederholte Zweitheilung oder simultan. Das ist der gemeinsame Charakter dieser auch sonst morphologisch verwandten Bildungen. Bezüglich der Einzelnheiten des Theilungsvorgangs treten aber mancherlei Abweichungen hervor: bei den Laubmoosen, z. B. Funaria hygrometrica (vergl. II. Buch) erfolgt die Sporenbildung in der Mutterzelle

1) Bei Spirogyra, Mugeotia, Craterospermum treten die neuen Kerne erst während der fortschreitenden Theilung des Protoplasmas auf (De Bary: die Familie der Conjugaten, Leipzig 1858). Bei der Entstehung der Spaltöffnungen von Hyacinthus orientalis konnte ich vor, während und unmittelbar nach der Theilung der Mutterzelle auf keine Weise einen Zellkern sichtbar machen, er tritt in jeder Schliesszelle erst geraume Zeit nach der Theilung auf.

wesentlich nach dem Schema, welches wir hier betrachten: der Protoplasmakörper der Mutterzelle zerfällt in vier sich rasch abrundende, sich contrahirende Klumpen, die erst nach völliger Trennung sich mit Zellhaut umgeben; dann liegen also 4 kleine Zellen in der Haut der Mutterzelle eingeschachtelt, ähnlich wie die Oosporen der Achlya im Oosporangium, die Mutterzellhaut wird in diesem Falle aber bald aufgelöst.

Nach demselben Typus bilden sich auch die Sporen der Equisetaceen, nur liegen die neuerzeugten 4 Schwesterzellen (bei E. limosum) hier nicht in einer Zellhautblase, da die Mutterzelle überhaupt keine Zellhaut vor der Theilung bildet. Wir betrachten diesen Fall noch etwas näher, da er uns das Verhalten des Zellkernes bei der Theilung klar vorführt, und da auch die übrigen Verhältnisse hier ungemein deutlich sind. — Zu einer gewissen Zeit schwimmen die Sporenmutterzellen in der die Höhlung des Sporangiums erfüllenden Flüssigkeit; sie bilden ihrer Entstehung entsprechend Gruppen von 4 oder 2 Schwesterzellen (*a* und *b*). Jede Mutterzelle besteht anfangs aus einem grossen kugeligen Kern (sammt Kernkörperchen), umgeben von feinkörnig trübem Protoplasma, welches aussen scharf begrenzt aber ohne Zellhaut ist. Verdünnte alkoholische Iodlösung und andere contrahirende Mittel zeigen diess aufs Bestimmteste; bei der Zusammenziehung des Protoplasmakörpers der Mutterzelle in allen Zuständen der Theilung wird keine noch so feine Zellhaut sichtbar. — Die erste Vorbereitung zur Theilung der Mutterzelle zeigt sich in der Aufhellung des Protoplasmas (*b*) unter Ansammlung einer Gruppe von grünlich gelben Körnchen auf der Seite des Kerns, die der Schwesterzelle zunächst liegt; darauf verschwindet der Zellkern und die genannten Körnchen ordnen sich zu einer Scheibe, welche durch den Mittelpunct der sphärisch abgerundeten Mutterzelle gelegt ist (*c*), hierbei wird das Protoplasma völlig körnchenfrei, durchsichtig wie ein Oeltropfen; bald aber tritt rechts und links von der Körnerscheibe wieder eine Trübung ein (*d*); feine Körnchen entstehen an beiden Polen der Mutterzelle und verbreiten sich immer mehr, bis endlich rechts und links nur noch ein heller ellipsoidischer Raum frei bleibt (*e*); diese körnchenfreien Stellen sind zwei Zellkerne; die Körnerplatte beginnt sich zu verschieben; die beiden grossen ellipsoidischen Kerne verschwinden wieder und statt ihrer treten, nach den Ecken eines Tetraeders geordnet, vier kleinere auf (*f*), deren jeder auf der den Nachbarn zugekehrten Seite von einem Theil der grünlichgelben Körnchen umgeben ist, die vorher die Körnerplatte bildeten. Der optische Durchschnitt zeigt bald Linien, welche die innen beginnende Trennung der vier Protoplasmaportionen andeuten (*f*); diese schreitet nach aussen vor, während die Tochterzellen sich kugelig abrunden und in ihren Kernen je ein Kernkörperchen entsteht. Endlich sind die jungen Sporen völlig isolirt (*i*), sie adhäriren nur noch an einander. — Hier wie in sehr vielen anderen Fällen der Tetradenbildung wird diese durch eine wenigstens angedeutete Zweitheilung (*e*) vorbereitet, die Mutterzelle schreitet aber noch bevor diese erste Theilung sich vollendet, zur Viertheilung. — Die soeben getrennten jungen Sporen sind noch

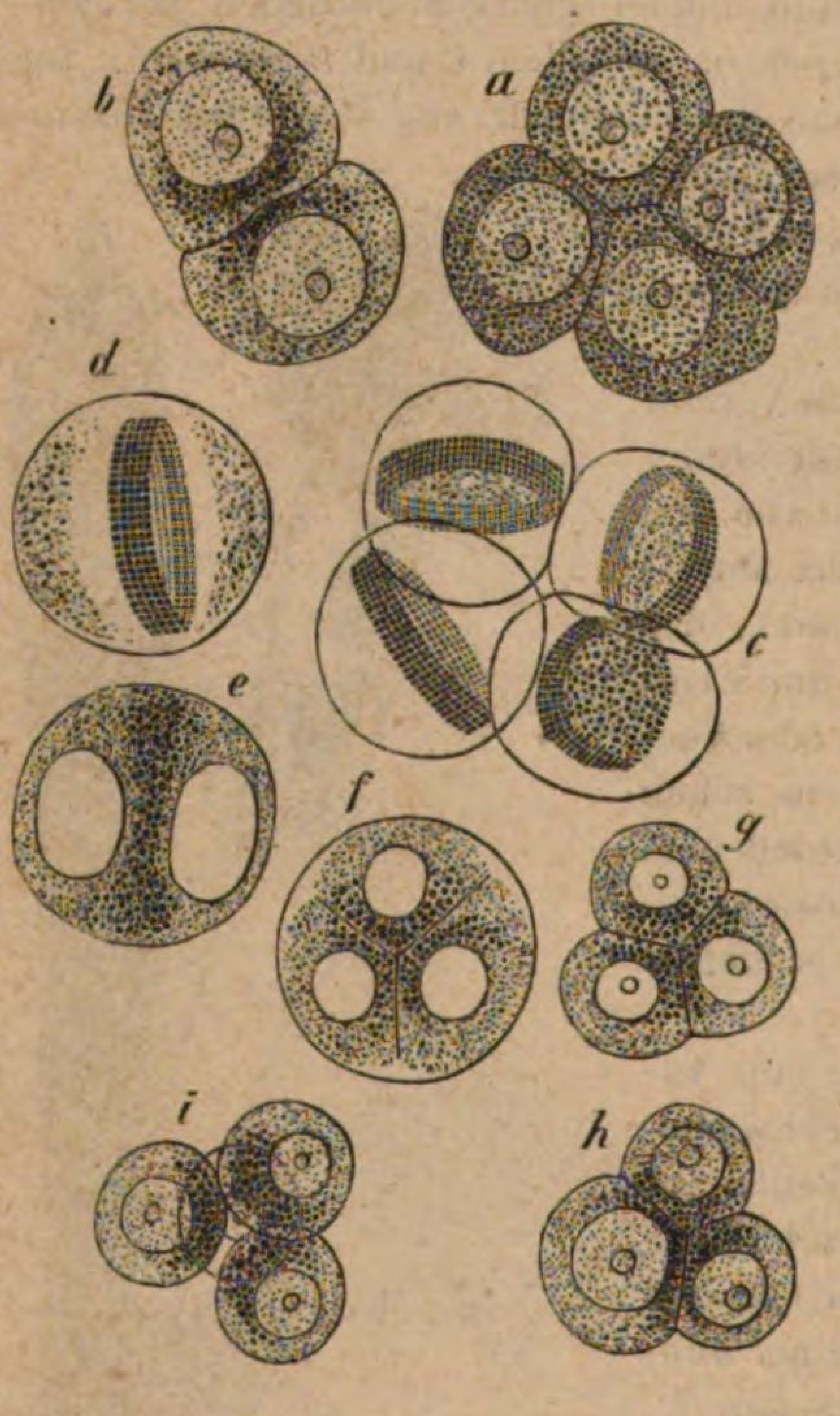


Fig. 10. Sporenbildung von Equisetum limosum, nach 550facher Vergr.; *a* Gruppe von 4, *b* von 2 Mutterzellen; *c* und *d* Mutterzellen in Vorbereitung zur Zweitheilung, *e* eine mit 2 Kernen; *f*, *g*, *i* Theilung in 4 Sporen; *h* abnorme Bildung dreier Sporen aus einer Mutterzelle.

nackt, sie umhüllen sich aber bald mit einer Zellhaut, deren besondere Entwickelungsgeschichte wir am geeigneten Ort betrachten werden (II. Buch: Equiseten).

b) Die sich contrahirenden Tochterzellen scheiden schon während ihrer Trennung Zellstoff aus; da hier die Mutterzelle schon mit Zellstoff umkleidet ist, so macht der Vorgang oft den Eindruck, als ob die Zellhaut der Mutterzelle an bestimmten Stellen leistenförmig nach innen wachsend, den Protoplasmakörper einschnürte und ihn endlich zertheilte.

Die klarsten Beispiele für diesen Fall finden sich bei der Pollenbildung vieler Dicotylen. Fig. 11 zeigt diesen Vorgang bei Tropaeolum minus. Bei *a* und *b* sind in dem Protoplasma der an 2 Seiten besonders stark verdickten Mutterzelle bereits 4 Kerne aufgetreten, nach den Ecken eines Tetraeders geordnet (diese Anordnung ist häufig, jedoch nicht ausnahmslos), das Protoplasma macht an frischen Exemplaren den Eindruck, als ob es schon in 4 rundliche Klumpen getheilt wäre; durch Contraction in alkoholischer Iodlösung (*f, g, h, k*) erkennt man aber, dass diese noch zusammenhängen, und dass die Zellhaut in die Einkerbungen in Form scharfkantiger Leisten hineinragt. Die von aussen nach innen fortschreitende Theilung der sich zugleich contrahirenden und abrundenden Protoplasmamassen wird noch deutlicher, wenn man sie durch Druck (*b'*, *f'*) oder durch Auflösung der Zellhaut in Schwefelsäure befreit; sie erscheinen dann als vierlappige Körper. Die Trennung schreitet endlich so weit fort, dass die 4 Lappen auseinander fallen, da aber die Zellhautbildung gleichzeitig fortschreitet, so liegen diese nun, jeder in einer von Zellhaut umschlossenen Kammer (*c*). Später bildet nun jeder Protoplasmakörper (junges Pollenkorn) eine neue Haut um sich, die gemeinsame dicke Zellhaut wird aufgelöst und so werden die 4 Zellenkörner frei.

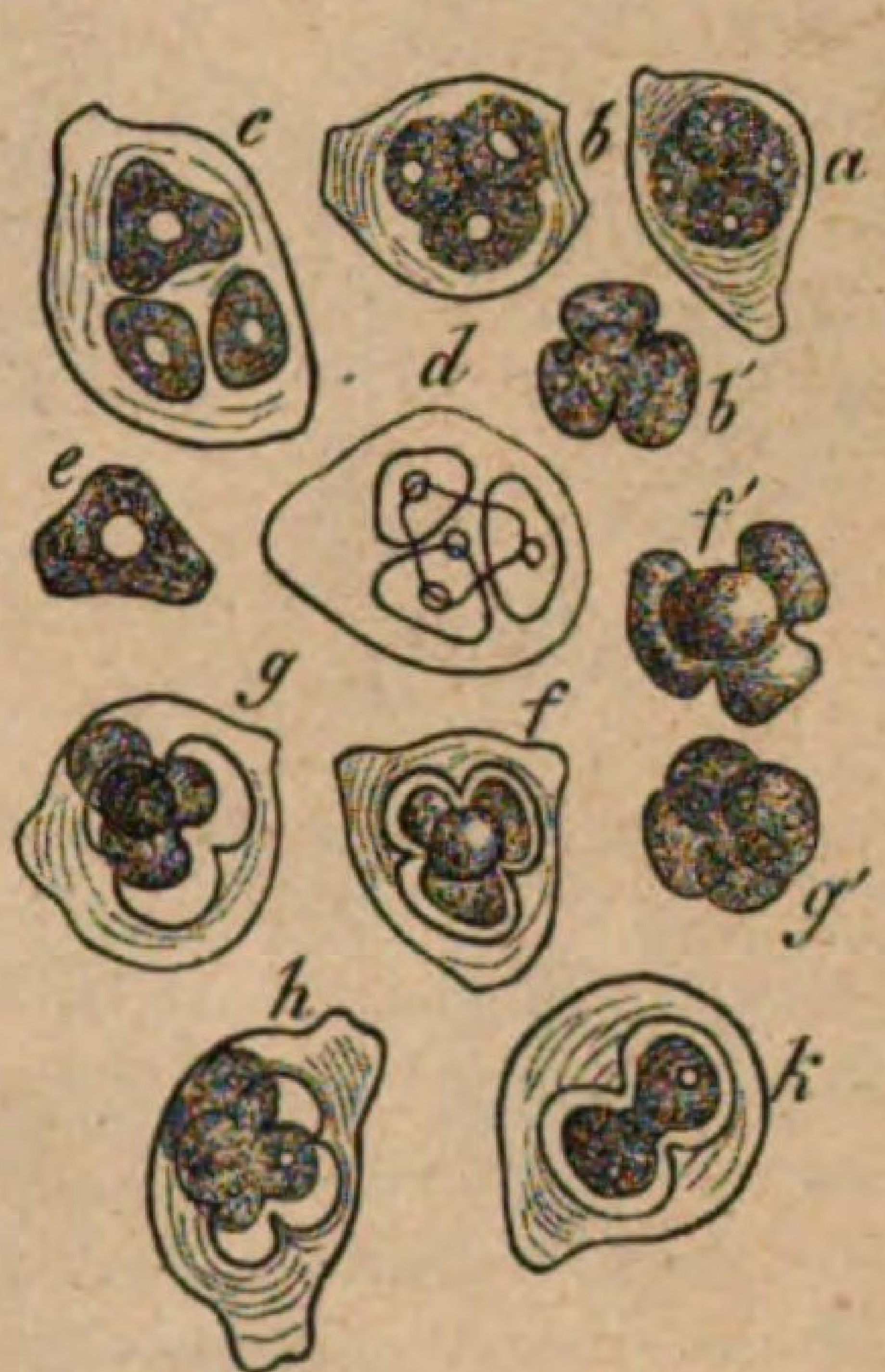


Fig. 11. Tropaeolum minus, Pollenbildung, nach 550maliger Vergr. kleiner dargestellt.

Zweiter Fall. Es tritt keine merkliche Zusammenziehung des sich theilenden Protoplasmas ein[1]), der Raum der Mutterzelle bleibt von den Tochterzellen völlig erfüllt, diese sind daher nicht abgerundet; die Theilzellen erscheinen wie Abschnitte der Mutterzelle.

So wie im vorigen Fall ist auch hier zu unterscheiden, ob die Zellhaut erst nach der Theilung gebildet wird, oder während dieser von aussen nach innen fortschreitet. In beiden Fällen macht hier die neu entstandene Zellhaut den Eindruck einer zwischen die Theilzellen eingeschobenen Lamelle, die sich an die Mutterzellhaut ansetzt: man pflegt sie als Scheidewand zu bezeichnen, die Richtung und Lage derselben ist für die Morphologie von grosser Wichtigkeit; jederzeit steht sie senkrecht auf der Verbindungslinie der Mittelpuncte der neuen Zellen. Bei diesem Modus der Zelltheilung handelt es sich mit wenigen Ausnahmen immer um Zweitheilung der Mutterzelle[2]); es ist der ausnahmslose Vorgang bei der Ge-

1) Hofmeister (Handbuch der physiol. Botanik I, p. 86) nimmt zwar auch hier eine Contraction des Inhalts an, wenigstens um den Platz für die Scheidewand zu gewinnen: da die Moleküle, aus denen sich diese bildet, indessen aus dem Protoplasma selbst austreten, so findet zwar eine Umlagerung statt, bei welcher die Protoplasmatheilchen ein wenig zusammenrücken, ob diess aber auf das Schema wie in Fig. 8 und 11, nothwendig reducirt werden muss, scheint fraglich.

2) Bei manchen Haaren (Tradescantia) tritt gleichzeitig eine Theilung in mehr als zwei in einer Reihe liegenden Tochterzellen ein (A. Weiss: »Die Pflanzenhaare« in botan. Unters. von Karsten, p. 494).

webebildung, kommt aber auch, doch weniger ausgeprägt, bei der Sporen- und Pollenbildung vor.

a) Das Protoplasma ordnet sich im Innenraum der Mutterzelle in zwei Portionen, deren Grenzfläche schon sichtbar ist, bevor die Scheidewand von Zellstoff sich bildet; *diese entsteht gleichzeitig auf allen Puncten der Grenzfläche als dünnes Häutchen*; erst bei späterem Dickenwachsthum desselben zerspaltet es zuweilen in 2 Lamellen, deren jede einer der Schwesterzellen gehört[1]).

Sehr deutlich kann dieser Modus der Zellbildung bei der Pollenbildung mancher Monocotylen beobachtet werden. Fig. 12 zeigt den Vorgang bei Funkia ovata. In *I* hat sich der Protoplasmainhalt der Mutterzelle (nach dem Verschwinden ihres Zellkerns) bereits getheilt; um 2 Kerne, welche in den Brennpuncten der ungefähr ellipsoidischen Gestalt der Mutterzelle liegen, hat sich das Protoplasma so gesammelt, dass eine helle Grenzebene die Trennung senkrecht auf der Verbindungslinie der Zellkerne anzeigt. Der nächste zu beobachtende Zustand ist immer der in Fig. *II* repräsentirte, wo eine Zellhautlamelle die Mutterzelle ganz durchschneidet, sie liegt in der schon bei *I* angedeuteten helleren Grenzebene. Die Stelle, wo Mutterzellhaut und Scheidewand zusammentreffen, verdickt sich bald stärker, die beiden Tochterzellen runden sich hier noch ab. Die beiden Zellkerne in *II* sind länglich, der Form ihrer Zellen entsprechend; sie lösen sich bald auf (*III*) und an ihrer Stelle treten sofort 2 neue Kerne in jeder Theilzelle auf (*IV*), deren Stellung wieder den Brennpuncten der ellipsoidischen Tochterzellen entspricht. Zuweilen unterbleibt diese Vorbereitung zur Theilung in einer der beiden Zellen (*V*). Zwischen je zwei tertiären Kernen tritt nun wieder plötzlich eine Scheidewand auf (*VI*). Erst jetzt bildet sich der Zellkern jedes jungen Pollenkorns weiter aus, er wird hell und lässt nun ein Kernkörperchen erkennen. Mit der Pollenbildung der Dicotylen stimmt der weitere Vorgang insofern überein, als die diesen gemeinsame Zellhaut sich erweicht (zuerst im Inneren [*x* bei *VII*]), endlich auflöst, während um jede Theilzelle eine neue festere Haut sich bildet.

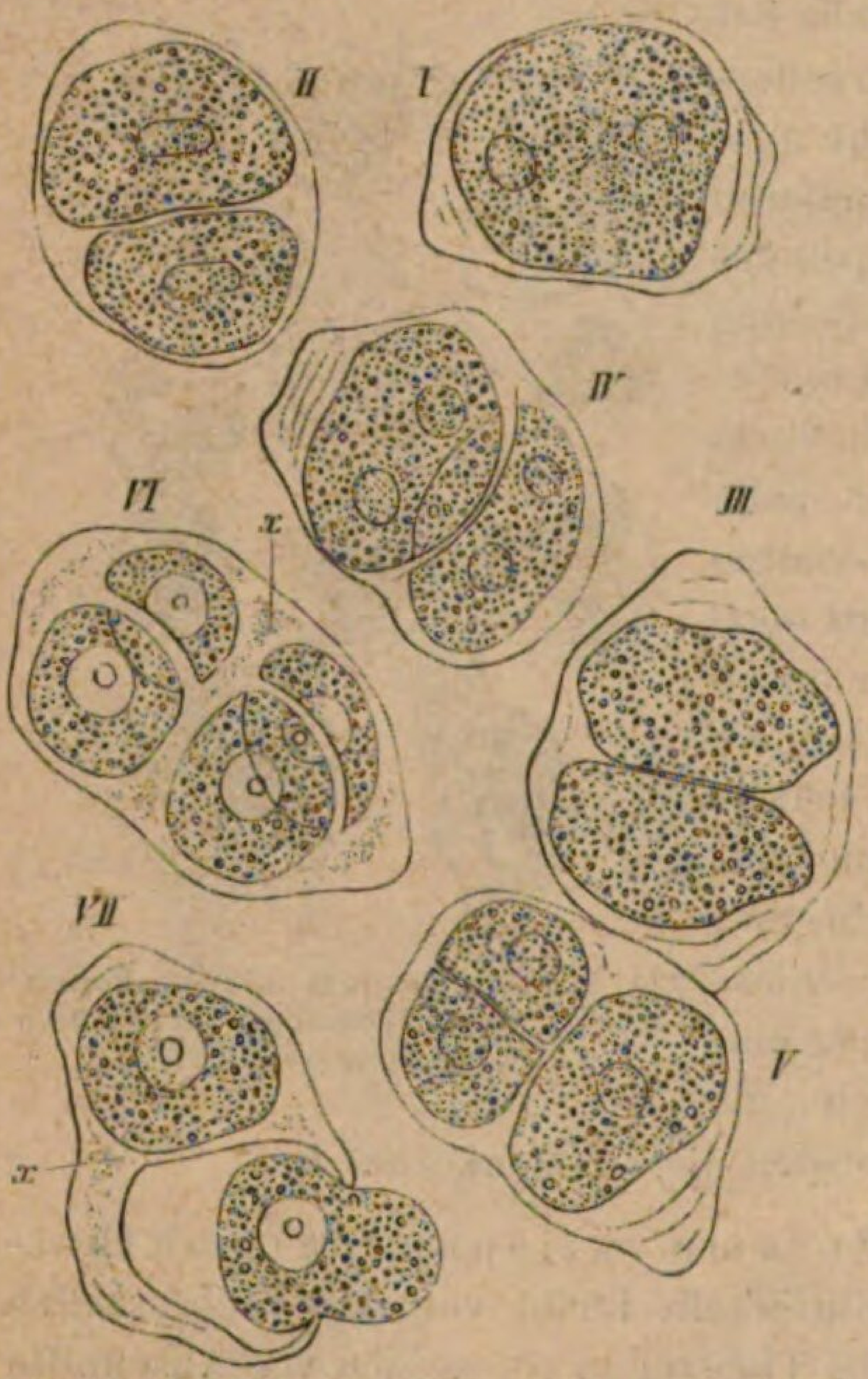


Fig. 12. Funkia ovata. Pollenbildung, nach 550-mal. Vergr. (S. d. Text.) Bei *VII* ist die eine Tochterzellhaut durch Einsaugung von Wasser geplatzt, der Protoplasmakörper derselben drängt sich durch den Riss heraus und bleibt vor diesem, sphärisch abgerundet, liegen.

In diesem Fall gelang es mir nicht, die beiden Hälften des Protoplasmakörpers (*I*) durch Contraction zu trennen[2]); bei der Pollenbildung von Canna aber gelingt diess, selbst dann noch, wenn die zweite Theilung schon eingetreten ist; man sieht dann 4 Protoplasmaklumpen völlig getrennt; sie sind nicht gerundet, sondern so geformt, als ob man durch zwei Schnitte den Körper der Mutterzelle getheilt hätte; die Scheidewände erscheinen dann

1) Es ist vorläufig zu bemerken, dass bei Gewebezellen die Trennungswand zweier Zellen eine beiden gemeinsame Lamelle ist, deren Wachsthum und innere Differenzirung beiderseits gewöhnlich gleichartig verläuft (vergl. § 4 unter b und Gewebebildung).

2) Der feste Zusammenhang der beiden Tochterzellen vor der Bildung der Scheidewand kommt auch anderwärts vor, z. B. bei Oedogonium (s. Hofmeister l. c. p. 84 und 162). Die vorläufige Andeutung der Scheidewand durch Auftreten einer Körnerplatte in der Grenzfläche ist nicht allgemein, wie die Pollenbildung von Funkia und die Sporenbildung von Funaria mir zeigt (vergl. Hofm. l. c. Fig. 20).

plötzlich zwischen diesen Primordialzellen. — Aehnlich wie hier gelingt es auch zuweilen bei der Bildung von Gewebezellen die beiden Tochterzellen durch contrahirende Reagentien völlig zu trennen, bevor eine Scheidewand zwischen ihnen auftritt; so bei den ersten Theilungen des jungen Antheridiums der Characeen Fig. 13 *B*. — Gewöhnlich aber, besonders bei der Gewebebildung höherer Pflanzen, erfolgt die Bildung der Scheidewand nach dem Auftreten zweier Kerne so rapid, dass es selten gelingt, den Moment zur Anschauung zu bringen, wo die Theilzellen bereits gesondert, aber noch nicht durch eine Scheidewand getrennt sind. Bei der Untersuchung der Vegetationspuncte von Wurzeln und Stengeln sieht man mit einem Blick hunderte von Zellen, die sämmtlich in Theilung begriffen sind; dennoch gelang es selten, den fraglichen Zustand zu sehen; es zeigt dies aber zugleich, dass die Scheidewand in diesen Fällen immer gleichzeitig auf der ganzen Grenzfläche entsteht; wüchse sie von aussen nach innen, so müsste man diess bei der Leichtigkeit, womit hier alle Entwickelungsstufen zur Anschauung kommen, wirklich sehen, man müsste hin und wieder halbfertige Scheidewände auffinden. So ist es auch bei den ersten Zelltheilungen der Embryonen im Embryosack; hier sind die Verhältnisse besonders günstig, aber auch hier ist gewöhnlich das nächste Stadium, welches nach Bildung zweier Kerne (Fig. 14, *I*) zur Anschauung kommt, die Gegenwart einer vollständigen dünnen Scheidewand (*II*); doch gelang es mir bei Allium Cepa, einen Embryo wie Fig. *III* in Iodjodkalium so zu zerdrücken, dass man deutlich sah, die jüngeren Theilzellen seien, wenn auch scharf abgegrenzt, noch nicht durch eine Scheidewand getrennt.

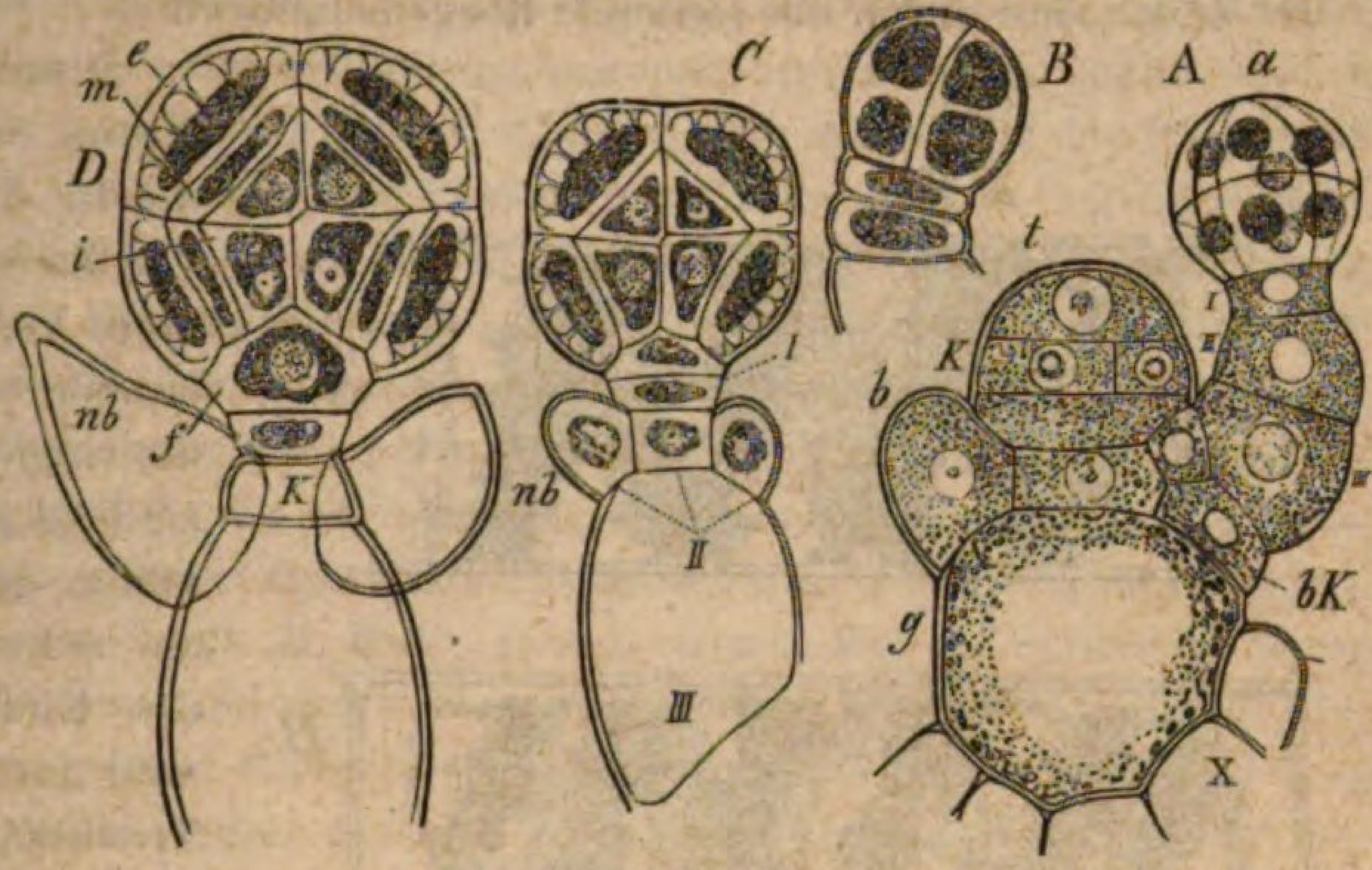


Fig. 13. Entstehung des Antheridiums von Nitella flexilis. (Vergl. II. Buch).

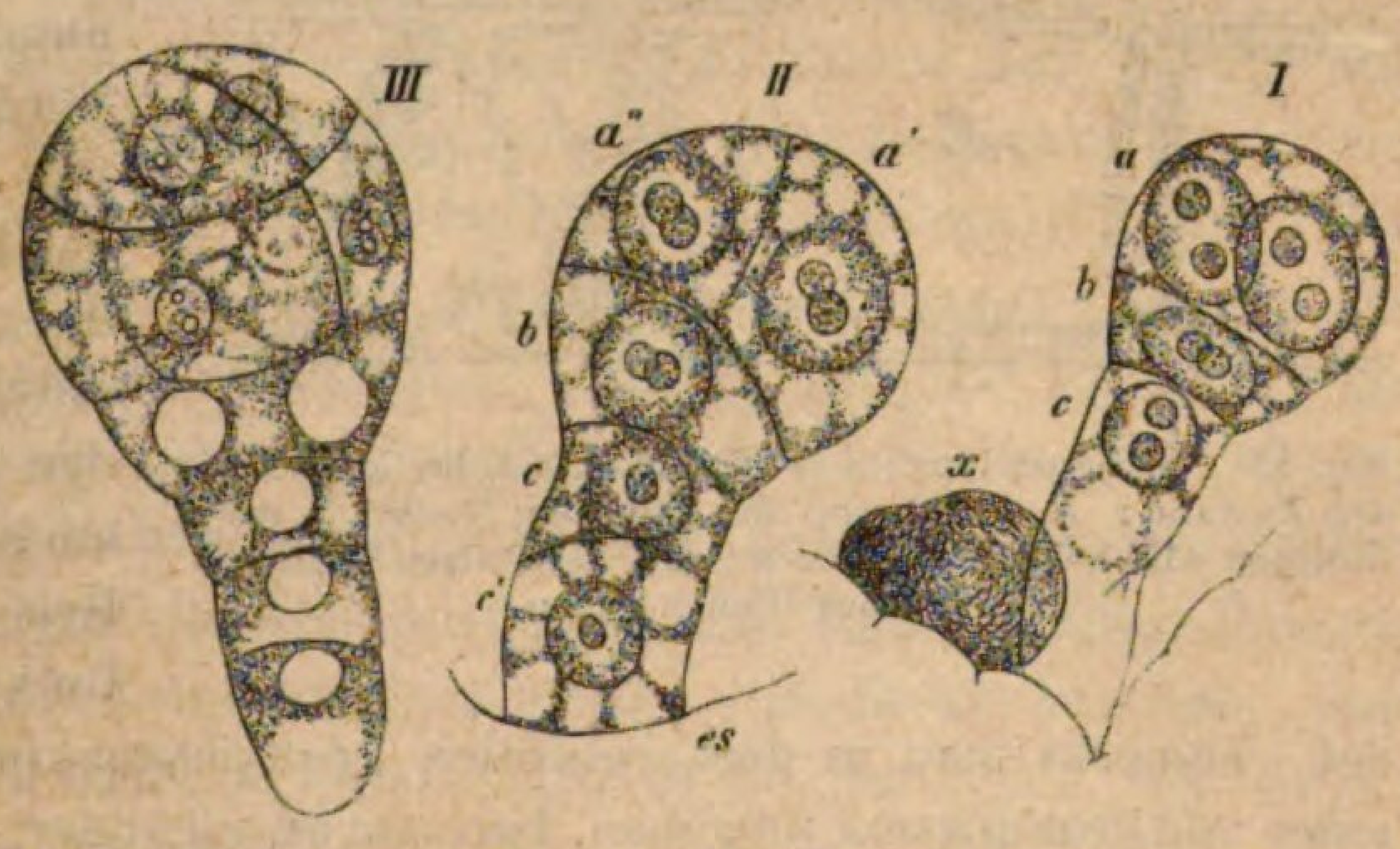


Fig. 14. Embryonen im Embryosack von Allium Cepa; die Zellen enthalten sehr grosse Zellkerne mit je zwei Kernkörperchen. Bei *I* enthält die kugelige Scheitelzelle zwei Kerne (in *a*); bei *II* hat sie sich bereits getheilt (*a* ist in *a'* und *a''* zerfallen), ebenso ist die Zelle *c* (*I*) in *c* und *c'* bei *II* zerfallen.

b. Während die Theilung des Protoplasmakörpers von aussen nach innen stattfindet, wird Zellhaut gebildet, eine Zellstoffleiste dringt in die entstehende Theilungsfalte des Protoplasmakörpers ein. [1])

Ein klares und mehrfach studirtes Beispiel bieten die dickeren Formen der Gattung

1) Dieser Fall war unter allen Zellbildungsvorgängen der zuerst genau beobachtete; H. v. Mohl hat ihn bei Conferva glomerata 1835 zuerst beschrieben. H. v. Mohl: vermischte Schriften bot. Inhalts. Tübingen 1845.

Spirogyra. Um hier die Theilungen zu beobachten, ist es nöthig, kräftig vegetirende Fäden nach Mitternacht in sehr verdünnten Alkohol zu legen um sie später zu beobachten, da die Theilungen nur Nachts stattfinden. Fig. 15 zeigt eine lebende Zelle eines Fadens von Sp. longata am Tage; *B* bis *E* ihre Theilungszustände in der Nacht, die Protoplasmaschläuche der Zellen sind durch das tödtende Reagens contrahirt.

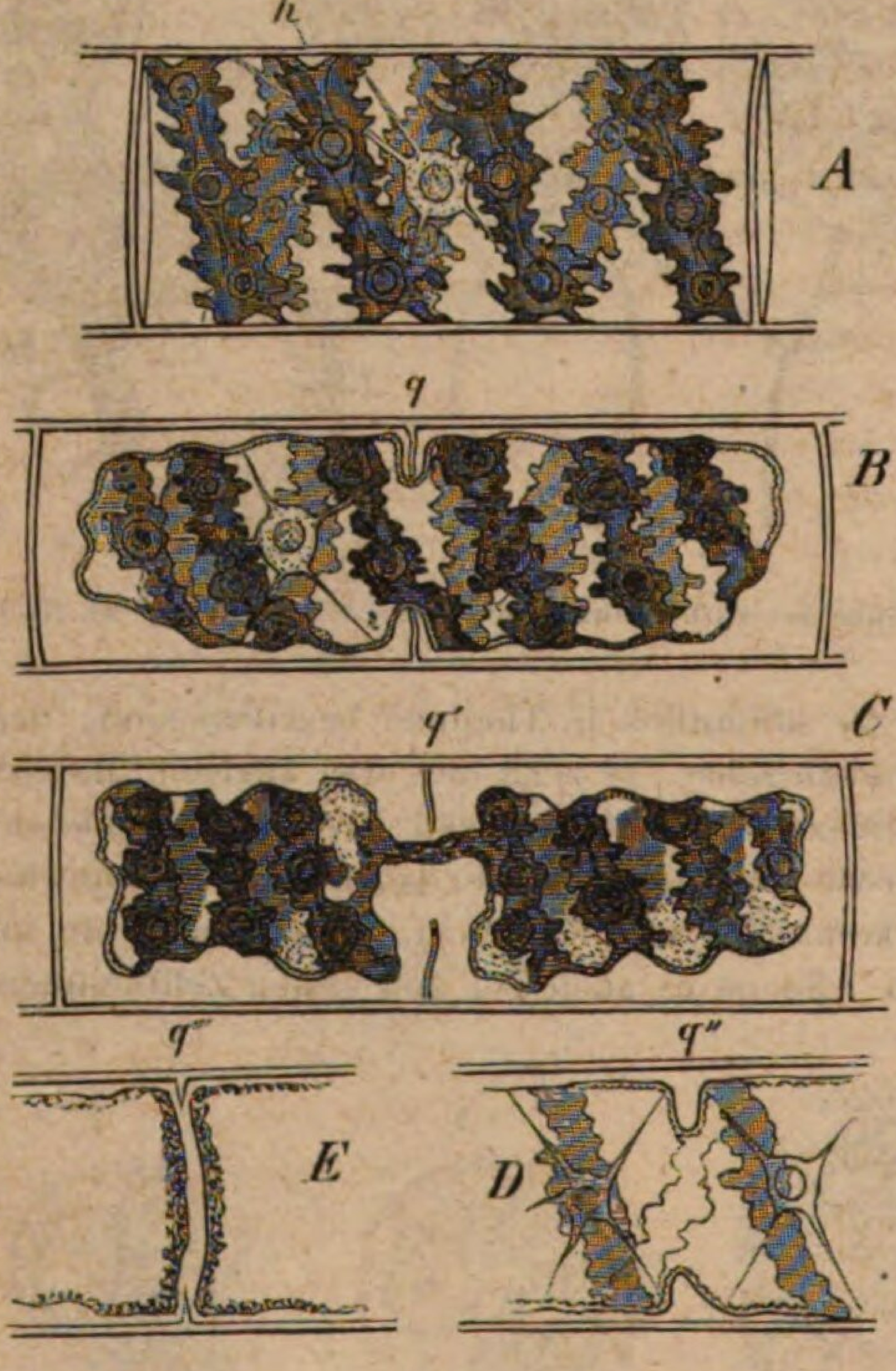


Fig. 15. Spirogyra longata (550). *A* eine Zelle im lebenden Zustand; *B*, *C* während der Theilung Nachts in verdünnten Alkohol gelegte Zellen; *D—E* mittlere Theile in Theilung begriffener Zellen.

B und *C* zeigen bei *q* und *q'* die Einfaltung des Protoplasmaschlauches und die in diese hineinwachsende Ringleiste von Zellstoff. Indem die Einfaltung immer mehr vorrückt, thut es auch die Zellstofflamelle, endlich schliesst sich der Canal, die ringförmige Lamelle wird zur Scheibe; sie liegt jetzt zwischen den beiden neuen völlig geschlossenen Protoplasmasäcken als Scheidewand. — Zuweilen schreitet die Einfaltung des Protoplasmakörpers weit fort, ja sie vollendet sich bis zur Trennung in 2 Säcke, bevor die Zellstoffscheidewand sich zu bilden beginnt (in *D* und *E* bei *q''* und *q'''*), eine Abnormität, welche deutlich zeigt, dass nicht etwa die Zellstoffleiste den Sack einfaltet, sondern dass dieser durch einen ihm eigenen Wachsthumsvorgang sich einschnürt und dass diess von der Zellhautbildung unabhängig geschieht. — Das Verhalten des Zellkerns, wie überhaupt die Anordnung der Protoplasmatheile während der Theilung zeigt hier manches Abweichende von anderen ähnlichen Vorgängen; nur das Eine sei hervorgehoben, dass die Bildung zweier Zellkerne und die Stellung derselben in die Mitte der neu zu bildenden Zellen hier nicht der Theilung vorausgeht, sondern mit ihr fortschreitet. Erst bei beginnender Einfaltung, die im Umkreis des centralen Zellkernes stattfindet, bemerkt man in dem centralen Protoplasmaklumpen zwei Zellkerne; diese rücken, jeder von Protoplasma umgeben, langsam auseinander, während die Einfaltung fortschreitet; so dass mit vollendeter Theilung die Kerne ungefähr den Mittelpunct ihrer Zellen erreichen.

In manchen Fällen treten Theilungen auf, die auf den ersten Blick ganz wesentlich von allen bisher beschriebenen abzuweichen scheinen, z. B. die sogen. Abschnürung der Basidiosporen bei den Basidiomyceten (z. B. Agaricus, Boletus); indessen zeigt ein genaueres Studium, dass solche Vorkommnisse sich doch mehr oder weniger eng einem der betrachteten Typen anschliessen; so z. B. findet man von der gewöhnlichen Theilung bis zu der sonderbaren Form derselben bei der Abschnürung der Sporen von Agaricus u. A. unter den Pilzen selbst alle möglichen Uebergänge. Wollte man freilich nicht den Theilungsvorgang selbst, sondern das Verhalten der beiden Tochterzellen zum Princip der Eintheilung machen, dann würde man noch manche andere Fälle zu betrachten haben. Ich will diess nur ganz kurz berühren. Die durch Theilung entstandenen Tochterzellen können unter sich gleich sein oder nicht; im ersten Fall können die Tochterzellen der Mutterzelle so gleichartig sein, dass sie nur senkrecht zur Theilungsrichtung zu wachsen brauchen, um ihr ganz gleich zu

werden (Spirogyra); die unter sich gleichen Tochterzellen können aber sofort von der Mutterzelle sehr verschieden sein, was auf sehr verschiedene Weise möglich ist, und diese Verschiedenheit kann sich immer weiter ausbilden. Sind im anderen Falle die Tochterzellen unter sich von Anfang an ungleich, so pflegt sich diess später noch mehr auszubilden; diess trifft besonders bei der Abschnürung der Pilzsporen auf sogenannten Basidien zu: ein kleines Stück am Ende einer langen Zelle wird durch Theilung abgelöst, die Querwand spaltet sich in zwei Lamellen, das kleine Stück (die Basidiospore) fällt ab, das grosse mit der Pflanze im Zusammenhang bleibende Stück lässt kaum eine Veränderung wahrnehmen und kann denselben Process noch öfter wiederholen. Das unter dem Namen Basidie zurückbleibende Stück der Mutterzelle ist offenbar ebensogut wie die abfallende Spore jetzt eine Tochterzelle geworden, aber während die Spore der Mutterzelle sehr unähnlich ist, bleibt die andere Tochterzelle, das Sterigma, jener sehr ähnlich; man wird daher zu dem verzeihlichen aber an sich unrichtigen Ausdruck verleitet, das Sterigma bilde nach und nach mehrere Sporen; eigentlich aber ist die Abschnürung jeder Spore eine Zweitheilung, das Sterigma ist jedesmal Tochterzelle, gleich der Spore (Vergl. II. Buch, Pilze). Ebenso ist die Scheitelzelle am Ende eines fortwachsenden Stammes die Schwesterzelle ihres zuletzt entstandenen Segmentes, da sich jene aber immer wieder regenerirt, so kann man bequemer Weise sich so ausdrücken, als ob die Scheitelzelle immer dieselbe bliebe und die Segmente als ihre Erzeugnisse behandeln.)

§ 4. **Die Zellhaut.** Die Substanz der Zellhaut wird aus dem Protoplasma ausgeschieden; in welcher Form sie in diesem letzteren unmittelbar vor der Ausscheidung enthalten ist, ist noch nicht mit Gewissheit bekannt; jedenfalls tritt sie als Lösung aus, um an der Oberfläche zunächst zu einem dünnen Häutchen sich zu organisiren. Die der Zellhautbildung fähige Substanz besteht immer aus einem Gemenge von Wasser, Cellulose und unverbrennlichen Stoffen (Aschenbestandtheilen), kann aber später weitere chemische Veränderungen erfahren.

Durch fortgesetzte Ausscheidung zellhautbildender Substanz aus dem Protoplasma und Einlagerung derselben zwischen die Moleküle der bereits vorhandenen Haut, wächst diese so, dass einerseits ihre Oberfläche, andererseits ihre Dicke vergrössert wird. Die Art und Weise beider Wachsthumsvorgänge ist von der specifischen Natur der Zelle, von der Aufgabe, welche dieselbe im Leben der Pflanze zu erfüllen hat, abhängig, sie variirt daher fast in's Unendliche. Gewöhnlich überwiegt anfangs das Flächenwachsthum, später tritt ein rascheres Dickenwachsthum auf. Weder das Flächen- noch das Dickenwachsthum sind an allen Puncten einer Zellhaut gleichartig, daher verändert jede Zelle, indem sie wächst, auch ihre Gestalt; auch erfolgt das Wachsthum einer Zellhaut nur so lange, als sie auf ihrer inneren Seite von dem Protoplasma unmittelbar berührt wird. [1])

Die Ungleichförmigkeit des Zellhautwachsthums an verschiedenen Stellen ihrer Oberfläche bewirkt, dass Zellen, welche anfangs z. B. kugelig, ovoidisch oder polyedrisch sind, später cylindrisch, conisch, schlauchartig, tafelförmig, von Wellenflächen begrenzt u. s. w. erscheinen. Die Ungleichförmigkeit des Dickenwachsthums bewirkt eine gewöhnlich sehr charakteristische Sculptur der Oberfläche: Die verdickten Stellen können nach aussen oder nach innen vorspringen. Jenes geschieht gewöhnlich an den frei liegenden Zellhautflächen, dieses an solchen, welche an benachbarte Zellen anstossen. Die nach aussen

1) Dadurch ist nicht ausgeschlossen, dass Hautschichten, welche durch andere von der Oberfläche des Protoplasmas getrennt sind, noch fortwachsen.

vorspringenden Verdickungsmassen können in Form von Knötchen, Buckeln, Stacheln, Leisten auftreten; viel mannichfaltiger sind die nach innen vorspringenden: nur selten treten hier zapfenartige Protuberanzen auf, viel häufiger sind ringförmige Leisten, schraubig gewundene Bänder; diese letzteren können netzartig verbunden sein, so dass polygonale dünne Zwischenräume übrig bleiben; oder die Verdickungsflächen verbreitern sich, und die dünnen Stellen erscheinen dann in der dicken Haut als Spalten, rundliche Tüpfel; ist die Haut sehr dick, so werden die letzteren zu Canälen, welche die Haut ganz oder theilweise durchsetzen; nicht selten wird die dünne Hautstelle, welche einen solchen Canal nach aussen anfangs schliesst, später aufgelöst, die Zellhaut ist dann durchlöchert; da bei gewebeartig verbundenen benachbarten Zellen die Scheidewand auf beiden Seiten gewöhnlich gleichartig sich verdickt, so treffen Tüpfel und Tüpfelcanäle beider Seiten auf einander, und wird die dazwischen liegende dünne Hautstelle aufgelöst, so entsteht ein beide Zellenräume verbindender Canal (gehöfte Tüpfel, durchbrochene Querwand der Gefässzellen).

Während des Flächen- und Dickenwachsthums der Haut durch Einlagerung neuer Substanz in tangentialer und radialer Richtung, zwischen die schon vorhandenen Moleküle derselben, macht sich gewöhnlich eine feinere innere Structur bemerklich, die man als Schichtung und Streifung bezeichnet. Beide sind der Ausdruck einer verschiedenen regelmässig wechselnden Vertheilung von Wasser und fester Substanz in der Zellhaut; an jedem sichtbaren Puncte findet sich Wasser mit Zellstoff vereinigt, aber in verschiedenem quantitativen Verhältniss, es wechseln wasserärmere und wasserreichere, dichtere und minder dichte Stellen. So lässt sich an jeder hinreichend dicken Zellhaut ein System concentrischer Schichten sichtbar machen, von denen die äusserste und innerste immer dicht ist, dazwischen wechseln wasserreiche mit wasserarmen Schichten. Die Schichtung ist auf dem Quer- und Längsschnitt der Haut sichtbar, die Streifung auch auf der Flächenansicht, und auf dieser gewöhnlich am deutlichsten; doch ist die Streifung überhaupt gewöhnlich schwieriger zu sehen als die Schichtung: sie besteht in dem Vorhandensein von abwechselnd dichteren und weicheren Lamellen der Zellhaut, welche deren Oberfläche unter irgend einem Winkel schneiden. Meist lassen sich zwei solcher Lamellensysteme, die sich gegenseitig schneiden, erkennen. Es sind also im Ganzen dreierlei Schichtungen an einer Haut vorhanden, eine concentrische und zwei senkrecht oder schief zur Oberfläche, die sich schneiden, sich gegenseitig durchsetzen, wie die Blätterdurchgänge eines nach drei Richtungen spaltbaren Krystalls (Nägeli); so wie diese Spaltbarkeit nach verschiedenen Richtungen, so ist auch bald die Schichtung, bald die Streifung nach dieser oder jener Richtung deutlicher ausgebildet.

Unabhängig von dieser inneren Structur treten chemische Metamorphosen der Zellhaut auf, welche niemals gleichförmig die ganze Masse treffen, sondern gewöhnlich die verdickte Haut in concentrische Schalen eintheilen, die unter einander chemisch und physikalisch verschieden sind. Diese chemischen Differenzirungen, die immer mit einer Veränderung der physikalischen Eigenschaften verbunden sind, zeigen eine grosse Mannichfaltigkeit, können aber zweckmässig auf drei Kategorieen zurückgeführt werden, auf die Cuticularisirung (Verkorkung), Verholzung und Verschleimung. Die erstere besteht darin, dass äussere Schichten der Zellhaut in eine dehnbare, sehr elastische, von Wasser nicht oder schwer zu

durchdringende, nicht quellende Substanz verwandelt werden (äussere Zellhautschicht der Epidermis, Pollenkörner und Sporen, Kork). Die Verholzung bewirkt Steigerung der Härte der Zellhaut, Verminderung ihrer Dehnbarkeit, leichte Durchdringbarkeit für Wasser ohne bedeutende Aufquellung. Die Verschleimung endlich bewirkt, dass die Haut befähigt wird, grosse Wassermassen in sich aufzusaugen, dabei ihr Volumen entsprechend zu vergrössern und eine gallertartige Consistenz anzunehmen. In trockenem Zustand sind solche Häute hart, brüchig, oder hornartig biegsam (Zellhäute vieler Algen, sogen. Intercellularsubstanz des Endosperms von Ceratonia siliqua, Leinsamen und Quittenschleim). Von diesen Metamorphosen können verschiedene zugleich an einer Zellhaut auftreten, so dass z. B. die äusseren Schichten verholzen, die inneren verschleimen (Holzzellen der Wurzel von Phaseolus).

Ausser diesen Veränderungen der Zellhautsubstanz, welche nicht selten mit besonderen Färbungen Hand in Hand gehen, können Veränderungen ihres chemisch-physikalischen Verhaltens auch dadurch herbeigeführt werden, das sich unverbrennliche Stoffe, besonders Kalk und Kieselsäure zwischen ihre Moleküle einschieben. Werden diese Einlagerungen hinreichend ausgiebig, so bleiben sie nach Zerstörung der organischen Grundlage der Haut als sogen. Aschenskelet zurück.

a) Das Flächenwachsthum bewirkt, wie schon erwähnt, nicht nur die Zunahme des Zellumfangs, sondern auch, sofern es an verschiedenen Stellen des Umfangs ungleichartig ist, Gestaltveränderungen; daher können Zellen anfänglich unähnlicher Form einander durch ungleiches Wachsthum ähnlich werden, noch viel häufiger ist es aber, dass anfänglich ähnlich geformte Zellen einander ganz unähnlich werden. Das ist der gewöhnliche Fall bei vielzelligen Organen höherer Pflanzen, Blättern, Stengeln, Wurzeln; die jüngsten Zellen sind hier oft von einander kaum zu unterscheiden; im ausgewachsenen Organe liegen die mannigfaltigsten Formen neben einander (Fig. 16). — Nur selten, wie bei dem Wachsthum mancher Sporen und Pollenkörner, ist das Flächenwachsthum so gleichartig am Umfang vertheilt, dass bei bedeutender Volumenzunahme die anfängliche Form beinahe erhalten bleibt (z. B. Pollen von Cucurbita, Althaea); aber auch hier geschieht das nur zeitweilig, denn die Pollenkörner treiben später ihre Schläuche, die Sporen keimen, beides durch localisirtes Wachsthum ihrer inneren Hautschicht; es zeigt diess zugleich, dass das Flächenwachsthum einer Zellhaut zu verschiedenen Zeiten ein sehr verschiedenes sein kann, und diess ist sogar der gewöhnliche Fall. Bei der unendlichen Mannigfaltigkeit des Flächenwachsthums der Zellhäute ist es für die Mittheilung der That-

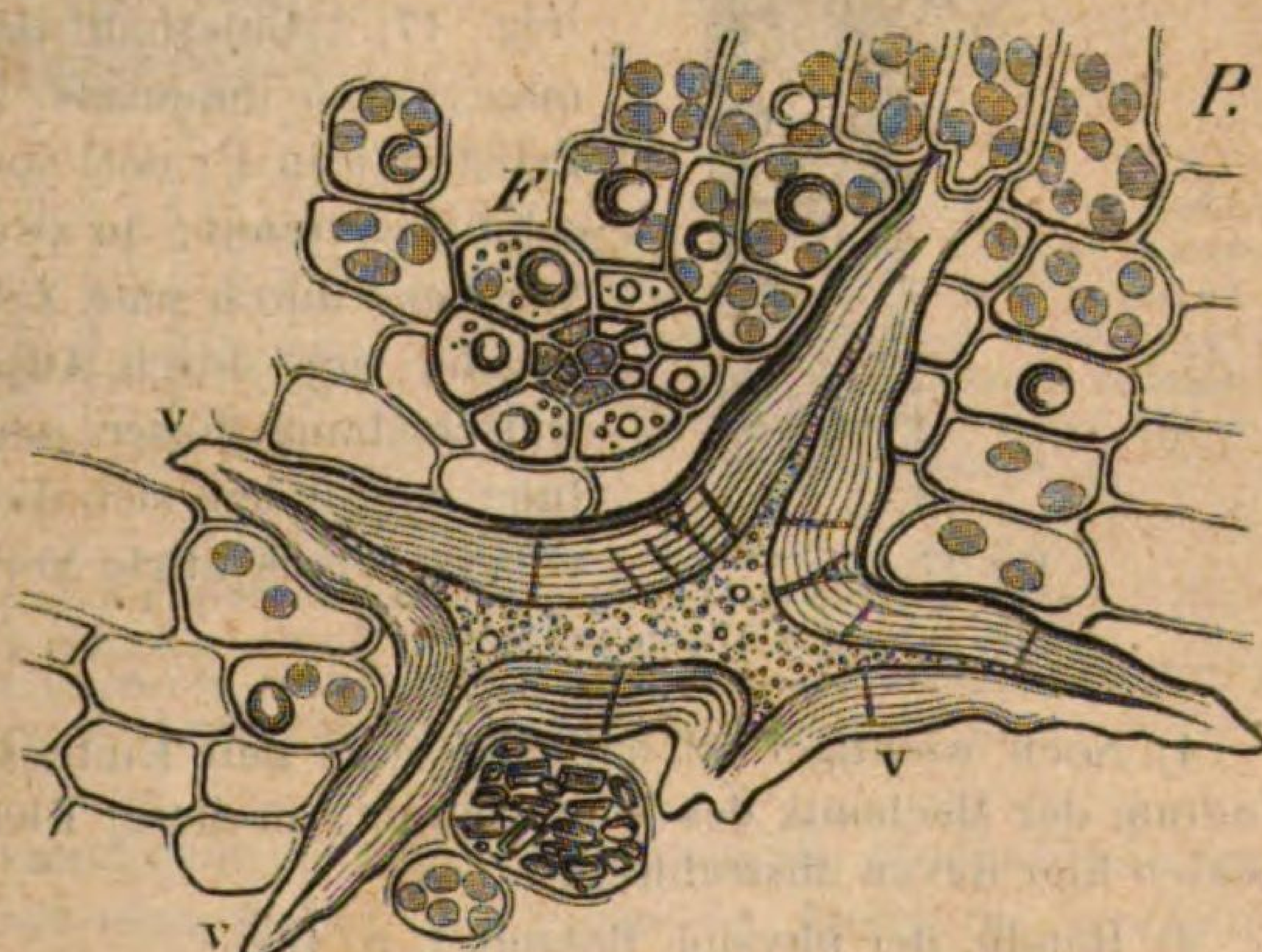


Fig. 16. Aus dem Querschnitt eines Blattes von Camellia japonica. *P* Parenchymzellen mit Chlorophyllkörnern und Oeltropfen, *F* ein sehr dünner Fibrovasalstrang, *v v* eine verzweigte, grosse dickwandige Zelle, welche ihre Arme zwischen die Parenchymzellen hineinschiebt.

sachen bequem[1]), die verschiedenen Fälle auf einige Schemata zurückzuführen und diese mit Namen zu belegen. So unterscheidet man gewöhnlich zwischen intercalarem und Spitzenwachsthum der Zellhaut. Spitzenwachsthum findet statt, wenn an irgend einem Theile des Umfanges die Flächenzunahme (durch Einschiebung neuer Zellhauttheilchen) ein Maximum darbietet, während die Intensität dieses Vorgangs von dort aus allseitig abnimmt und in bestimmter Entfernung ein Minimum erreicht, so dass dieser Theil der Zellhaut als Spitze hervorragt, oder als gerundetes Ende einer Ausbuchtung oder eines cylindrischen Schlauches erscheint (Haare, Fadenalgen). Treten an einer anfangs rundlichen Zelle mehrere Puncte mit Spitzenwachsthum hervor, so kann sie sternförmig werden; bilden sich neue Wachsthumsspitzen unter dem fortwachsenden Ende eines Schlauches, so verzweigt sich die schlauchförmige Zelle (viele Fadenalgen, Pilzfäden, Vaucheria, eines der schlagendsten Beispiele ist Bryopsis). Als eine besondere Form des Spitzenwachsthums unterscheidet Hofmeister[2]) noch den Fall, wo statt eines Punctes eine Linie auf der Zellhaut sich am raschesten erhebt; diese Linie kann als Schneide- oder als Scheitellinie einer Wölbung hervortreten. — Das intercalare Wachsthum der Zellhaut findet seinen typischen Ausdruck in dem Falle, wo die Einlagerung neuer Substanz innerhalb eines in der Zellfläche liegenden Gürtels so stattfindet, dass dieser sich verbreitert und nach und nach ein neues eingeschobenes Stück der Zellhaut zum Vorschein kommt[3]). Dem letztgenannten Falle würde sich das häufige Vorkommniss anschliessen, dass eine cubische, tafelförmige oder cylindrische Zelle an ihrer ganzen Seitenwandung wächst, wie es z. B. die Zellen der Spirogyren und die Parenchymzellen wachsender Wurzeln und Stengel von Phanerogamen thun (vergl. Fig. 1). Einen eigenthümlichen Fall des intercalaren Flächenwachsthums bieten die Oedogonien dar (Fig. 17). Unterhalb der Querwand bildet sich eine ringförmige, nach innen als Wulst vorspringende Ablagerung von Zellstoff (*w* in *A*); dort spaltet die Zellhaut, wie durch einen Kreisschnitt getrennt, in zwei Stücken, die nun aber auseinanderweichend durch eine Zellhautzone *w'* in *B* verbunden bleiben, welche sich durch Ausdehnung des Wulstes *w* bildet; nach Einschiebung dieser neuen Cylinderzone erfolgt die Zelltheilung, und indem sich diess öfter wiederholt, entsteht das durch *A* bei *c* repräsentirte Verhalten (die sogen. Kappenbildung)[4]).

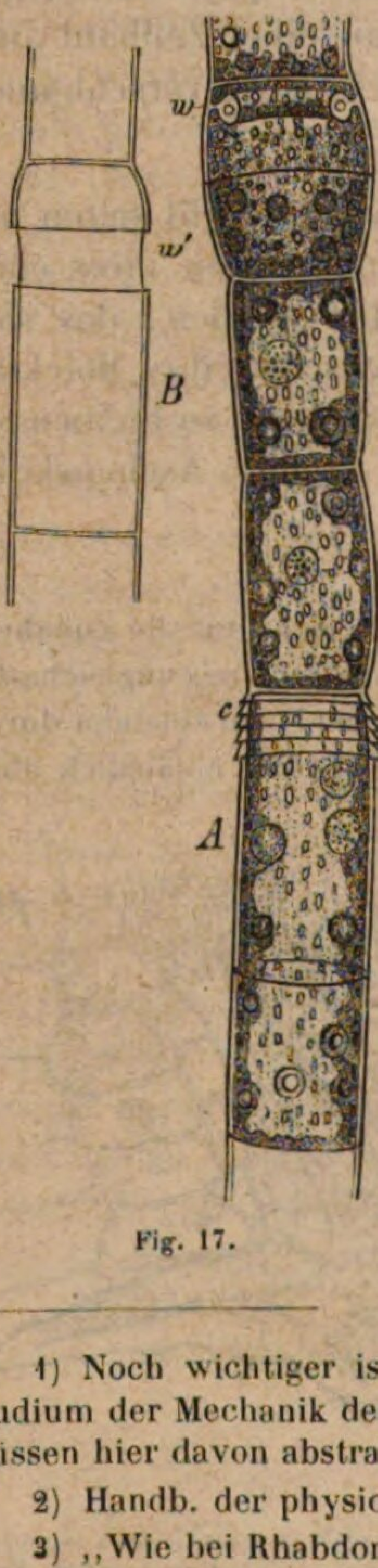


Fig. 17.

1) Noch wichtiger ist natürlich eine gute Eintheilung der Wachsthumsvorgänge für das Studium der Mechanik des Wachsthums; in dieser Richtung ist noch wenig gethan und wir müssen hier davon abstrahiren.

2) Handb. der physiol. Botanik I. p. 162.

3) „Wie bei Rhabdonema, so findet man auch bei den übrigen Diatomeen eine homogene Grenzzone zwischen den beiden (mit Sculptur versehenen) Hälften der Zelle und es lässt sich in beiden Fällen in gleicher Weise zeigen, dass das Wachsthum der Membran auf diese verhältnissmässig schmale Zone beschränkt ist. Auch ist es immer nur die kleinere Hälfte, welche von hier aus einen Zuwachs erhält, dieselbe nimmt in Folge dessen so lange an Grösse zu, bis sie der andern Hälfte ungefähr gleich ist, dann entsteht in der Mitte der Grenzzone eine Scheidewand, welche die Zelle in zwei Tochterzellen theilt, von denen in der Folge jede auf der der Scheidewand zugekehrten Seite eine neue Hälfte bildet«. (Nägeli und Schwendener: das Mikroskop II. p. 549).

4) Ausführlicheres über diese ziemlich verwickelten Vorgänge siehe bei Pringsheim, Jahrb.

b) Das Dickenwachsthum einer Zellhaut ist gewöhnlich streng localisirt, so dass die dickeren Theile meist als sehr schroffe Vorsprünge den dünneren Zellhautstellen aufgesetzt erscheinen; entweder auf der Aussenseite oder der Innenseite. Der Gesammtein-

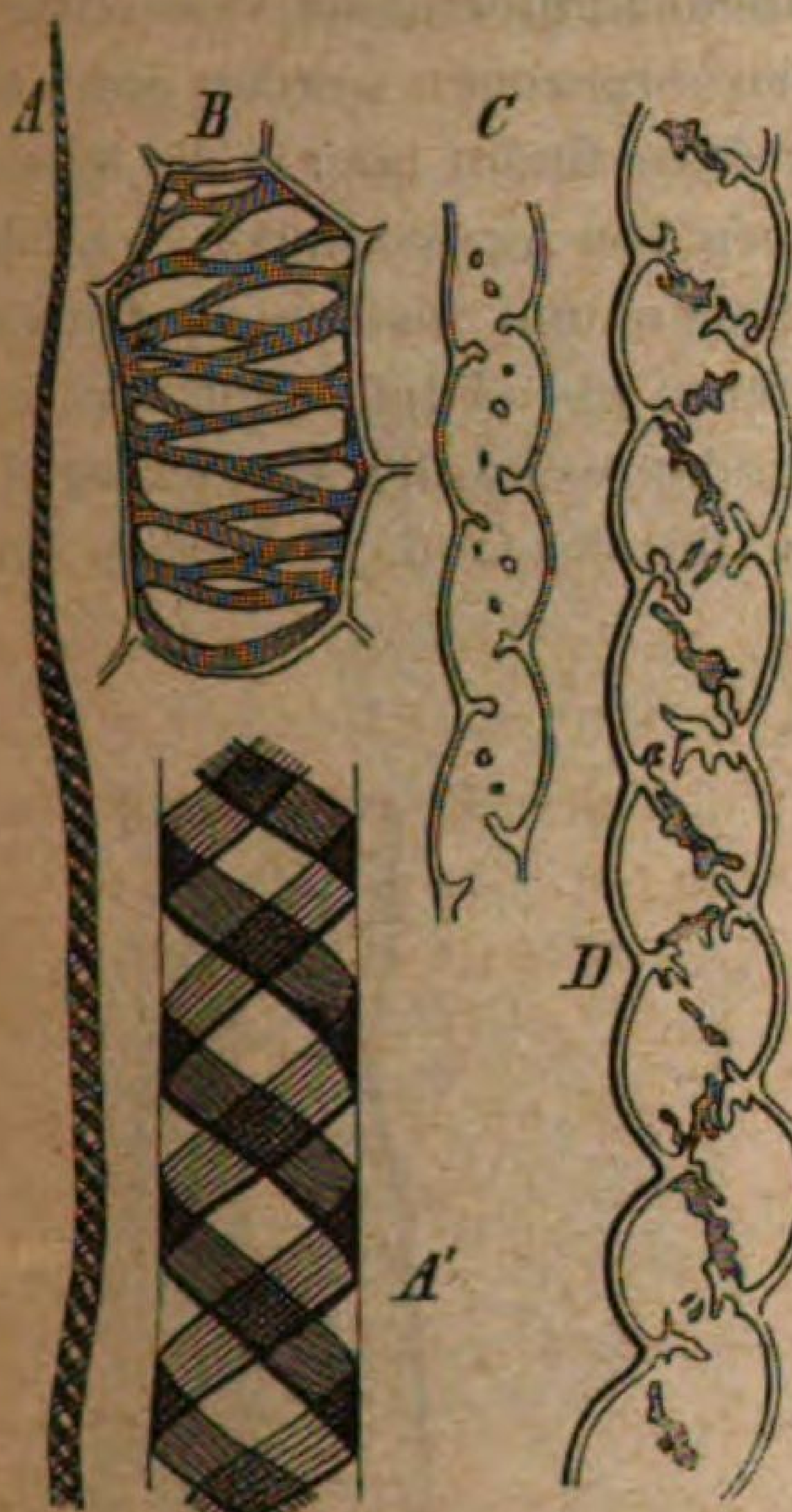
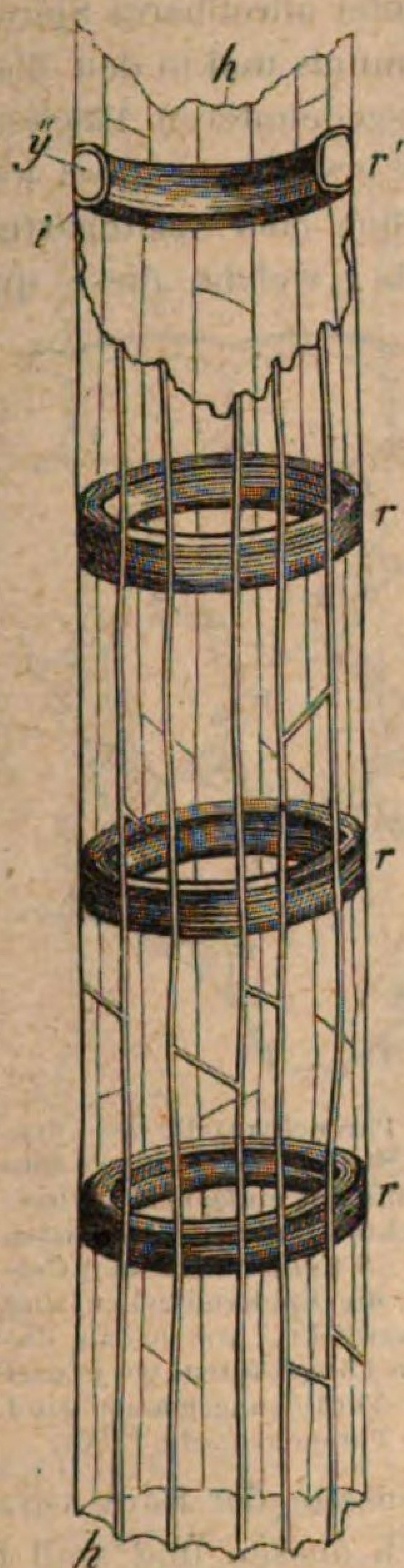


Fig. 18. Zellformen von Marchantia polymorpha (einem Lebermoos) mit nach innen vorspringenden Verdickungen: *A* eine Schleuderzelle (nur halb) aus der Sporenfrucht, mit zwei Schraubenbändern, bei *A'* ein Theil stärker vergrössert; *B* eine Parenchymzelle aus dem mittleren Theil des Thallus, mit nach innen vorspringenden netzartigen Verdickungen; *C* ein dünnes Wurzelhaar mit nach innen vorspringenden Verdickungen, diese sind auf einer schraubenlinig verlaufenden Einschnürung der Zellhaut angeordnet, bei *D*, einem dickeren Wurzelhaar, sind die Zapfen dicker und verzweigt, ihre schraubige Anordnung noch deutlicher.



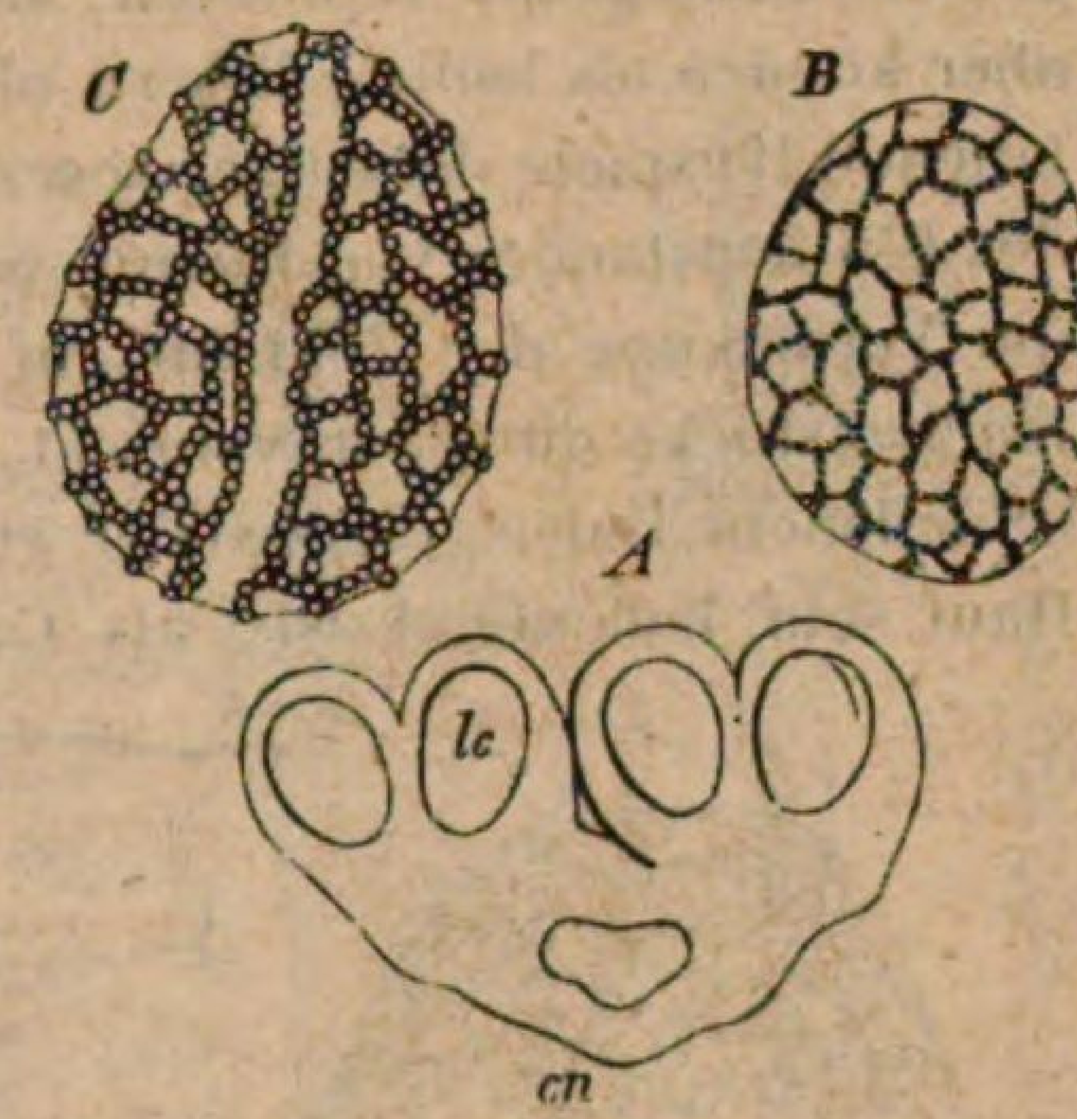


Fig. 19. *B* eine junge Pollenzelle von Funkia ovata; die nach aussen vorspringenden knopfartigen Verdickungen sind noch klein, bei der älteren Pollenzelle *C* grösser; sie sind nach netzartig verbundenen Linien angeordnet.



Fig. 20. Reifes Pollenkorn von Cichorium Intybus, der fast kugelige Körper der Zellhaut ist mit netzartig verbundenen Verdickungsleisten besetzt, jede derselben trägt noch stärker vorspringende Verdickungen als kammartig angeordnete Stacheln.

Fig. 18 bis. Stück eines Ringgefässes aus dem Fibrovasalstrang des Stammes von Zea Mais (550). *h h* die dünne Zellhaut des Gefässes, auf welcher die Grenzlinien der benachbarten Zellen deutlich zu sehen sind. — *r r* die Verdickungsringe der Gefässwand. *y* die innere Substanz eines solchen querdurchschnittenen Ringes; *i* die dichtere Schicht, welche den Ring auf seiner inneren, in's Lumen der Zelle vorragenden Seite überzieht.

druck, den die Sculptur gewährt, hängt dann vorzugsweise davon ab, ob die Flächenausdehnung der verdickten oder der verdünnten Stellen die kleinere ist. Findet die Verdickung vorzugsweise an einzelnen Puncten lebhaft statt, so erfolgt die Bildung nach aussen (Fig. 19) oder nach innen (Fig. 18 *C, D*) vorspringender Warzen, Zapfen oder Stacheln; tritt die Verdickung an linienförmigen oder bandartigen Stellen der Zellhaut lebhafter auf, so bilden sich vorspringende Wülste, Leisten, Bänder, Kämme auf der inneren oder äusseren Seite. Diese leistenförmigen Vorsprünge können auf der inneren oder äusseren Seite netzartige Figuren (Fig. 18 *B*, Fig. 20 *l*) oder Ringe, Schraubenbänder bilden, was zumal bei den nach innen

f. wiss. Bot. I, Hofmeister, Handb. der phys. Bot. I. p. 154 und Nägeli und Schwendener, Mikroskop II. p. 549.

vorspringenden Verdickungen gewisser Gewebezellen häufig vorkommt. Sind die nach innen vorspringenden Ringe oder Schraubenbänder dick und fest, die dazwischen liegenden Zellhauttheile dünn und leicht zerstörbar, so können jene schon innerhalb der Pflanze frei werden, als isolirte Zellstoffstränge in Canälen des Gewebes liegen bleiben (Ringgefässe im Fibrovasalstrang der Equiseten, Zea Mais u. A.), die schraubenbandfförmigen Verdickungen aber können als isolirte Fasern oft in bedeutender Länge hervorgezogen werden (sehr auffallende Beispiele derartiger sogenannter abrollbarer Spiralgefässe findet man in der Spindel des Blüthenstandes von Ricinus communis und in den Blättern von Agapanthus). — Erfolgt die Verdickung der Zellhaut auf ausgedehnteren Flächentheilen und bleiben nur kleinere Flächenstücke dünn, unverdickt, so erscheinen diese letzteren als »Tüpfel« von sehr verschiedenem Umriss, entweder rundlich oder spaltenartig, oder wenn die Verdickung der Haut sehr bedeutend ist, als Canäle, welche diese quer durchsetzen. Derartige Ver-

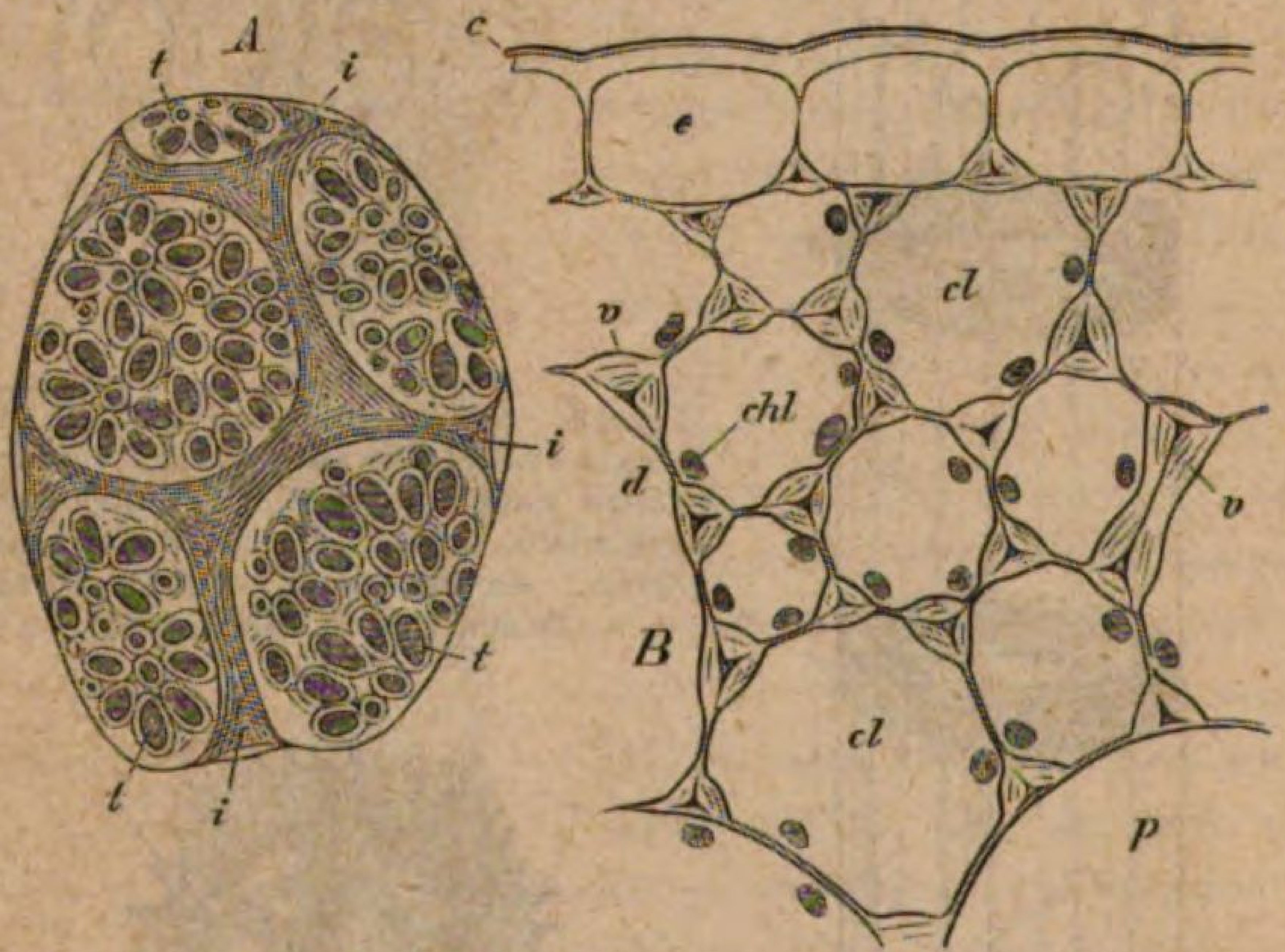


Fig. 21. *A* eine durch Mazeration isolirte Parenchymzelle des Cotyledons von Phaseolus multiflorus; *i i* die Stellen der Haut, wo dieselbe an Intercellularräume angrenzt, *t t* die mit einfachen zahlreichen Tüpfeln besetzte nicht stark verdickte Haut; die dünnsten Stellen der Tüpfel sind dunkel schraffirt. *B* Epidermis *e* und Collenchym *cl* des Blattstiels einer Begonia; die Epidermiszellen sind auf der äusseren Wand gleichmässig verdickt, wo sie an das Collenchym anstossen gleich diesem an den Längskanten, wo je drei Zellen zusammentreffen, verdickt; diese Verdickungsmassen sind sehr quellbar. *chl* Chlorophyllkörner, *p* Parenchymzelle (550).



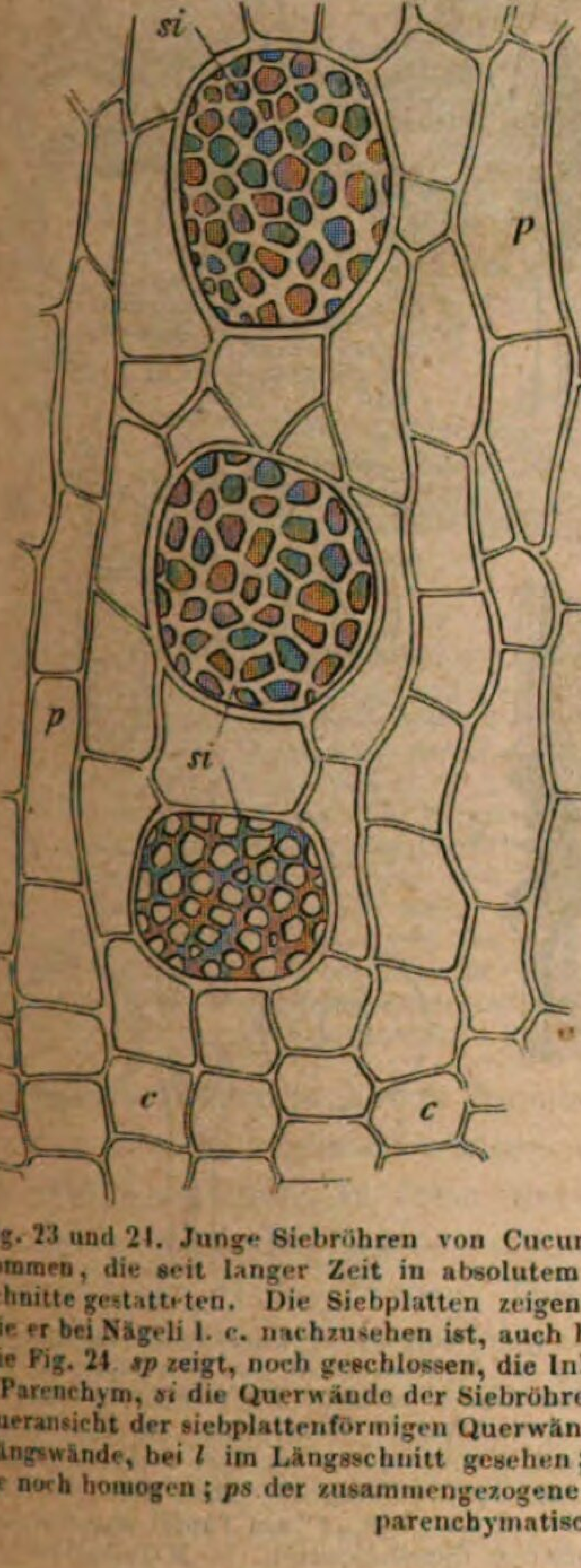
Fig. 22. Eine Zelle unter der Epidermis des unterirdischen Stammes von Pteris aquilina, durch Kochen in einer Auflösung von chlorsaurem Kali in Salpetersäure isolirt; sie ist auf der linken Seite stärker verdickt, die nicht verdickten Stellen erscheinen hier als verzweigte Canäle (550).

dickungsformen pflegen auf der Innenseite der Haut vorzuspringen; die Canäle verlaufen daher von den Lumen der Zelle nach aussen und sind hier mit einem dünnen Häutchen verschlossen[1]; wenn die Zelle ihr Protoplasma verliert, abstirbt, so wird das letztere in vielen Fällen zerstört, das Tüpfel oder der Canal also geöffnet (Sphagnum, viele Holzzellen). — Die Tüpfel erscheinen zumal bei langgestreckten Zellen gewöhnlich in schraubenlinigen Reihen angeordnet, in anderen Fällen auch eigenthümlich gruppirt (Fig. 21 *A*); eine besonders auffallende Form dieser Gruppirung wird als Gitterbildung, Siebplattenbildung bezeichnet; sie findet sich bei vielen Gefässpflanzen in gewissen meist langgestreckten Zellen der Fibrovasalstränge vor; meist auf den Querwänden, doch auch auf Längswänden. Im einfachsten Fall sind die dünnen Stellen (die Tüpfel) sehr dicht gedrängt, nur durch dickere Leisten getrennt und polygonal (Fig. 23, 24 *si*); häufig erscheinen sie als scharf umschriebene Gruppen zahlreicher Puncte; der ganze Flächenraum einer solchen Gruppe kann dann selbst schon dünner sein, als die übrige Haut. In vielen Fällen wird die dünne Stelle solcher Tüpfel aufgelöst und die Protoplasmainhalte benachbarter Zellen treten durch diese engen Canäle in Communication. Zuweilen wird der Bau derartiger Siebplatten (z. B. bei

1) Zuweilen zeigen stark verdickte Zellwände mit verzweigten Tüpfelcanälen einen sehr verwickelten Bau, z. B. in der harten Samenschale von Bertholletia; vergl. Millardet in Ann. des sc. nat. 5e série T. VI 5ecahier.

Cucurbita Pepo) im Alter durch weitere Verdickung und Quellung der Verdickungsmasse ein sehr eigenthümlicher und complicirter[1]).

Eine Form der nach innen vorspringenden Verdickungen, welche bei Holzzellen und Gefässen ungemein häufig vorkommt, nämlich die Bildung gehöfter Tüpfel[2]) bedarf hier einer eingehenderen Darstellung.



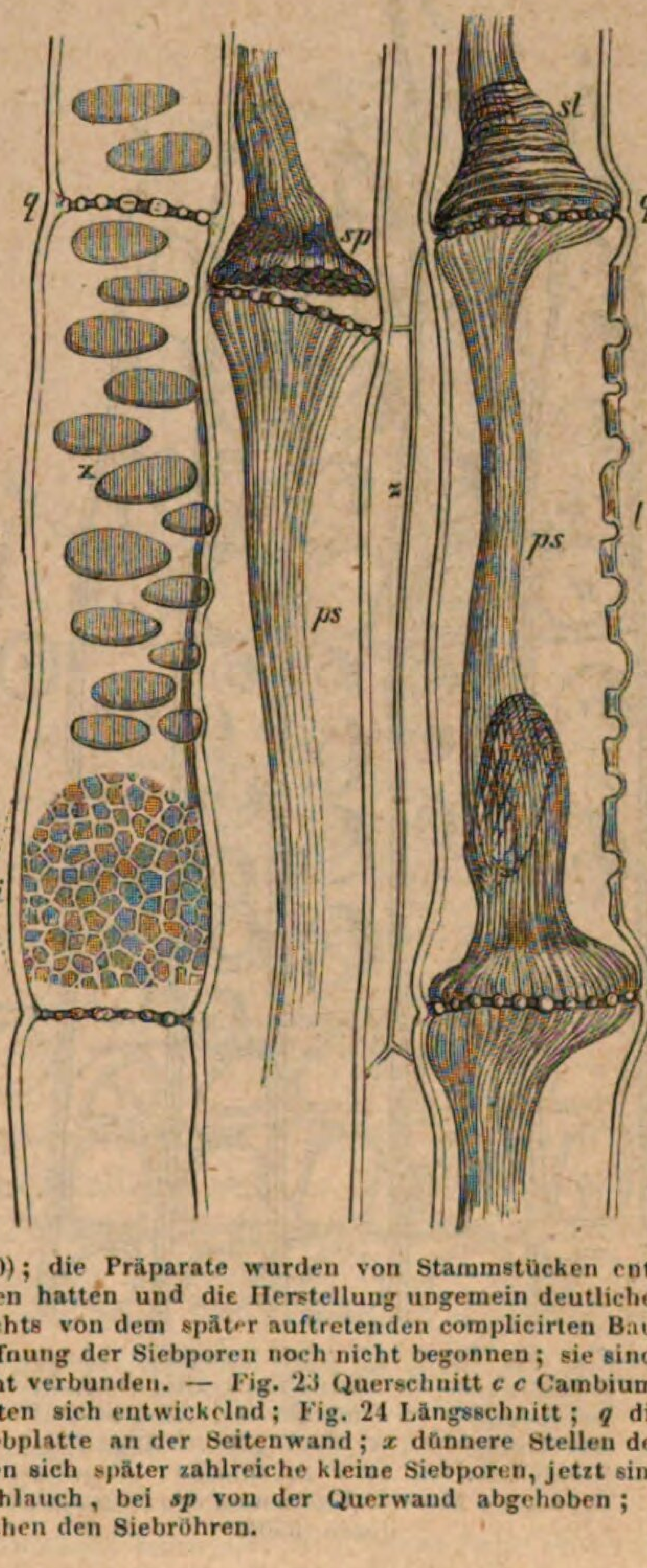


Fig. 23 und 24. Junge Siebröhren von Cucurbita Pepo (550); die Präparate wurden von Stammstücken entnommen, die seit langer Zeit in absolutem Alkohol gelegen hatten und die Herstellung ungemein deutlicher Schnitte gestatteten. Die Siebplatten zeigen hier noch nichts von dem später auftretenden complicirten Bau, wie er bei Nägeli l. c. nachzusehen ist, auch hat hier die Oeffnung der Siebporen noch nicht begonnen; sie sind, wie Fig. 24 *sp* zeigt, noch geschlossen, die Inhalte noch nicht verbunden. — Fig. 23 Querschnitt *c c* Cambium, *p* Parenchym, *si* die Querwände der Siebröhren, als Siebplatten sich entwickelnd; Fig. 24 Längsschnitt; *q* die Queransicht der siebplattenförmigen Querwände; *si* eine Siebplatte an der Seitenwand; *x* dünnere Stellen der Längswände, bei *l* im Längsschnitt gesehen; in ihnen bilden sich später zahlreiche kleine Siebporen, jetzt sind sie noch homogen; *ps* der zusammengezogene Protoplasmaschlauch, bei *sp* von der Querwand abgehoben; *z* parenchymatische Zellen zwischen den Siebröhren.

Die Bildung gehöfter Tüpfel kommt dadurch zu Stande, dass bei dem Anfang der Hautverdickung verhältnissmässig grosse Räume dünn bleiben (Fig. 25 *t*; Fig. 26 *B*, *t*), dass aber mit zunehmender Verdickung die nach innen vorspringende Verdickungsmasse mehr Fläche gewinnt und sich über dem dünnen Theile der Wand zusammenwölbt (Fig. 25 *a*—*e*, Fig. 26 *C* und *F*); der Umriss der dünnen Wandstelle erscheint auf der Flächenansicht bei dem Holz von Pinus sylvestris kreisrund, der Rand, der sich über ihr zusammenwölbenden Ver-

[1]) Vergl. Nägeli: über die Siebröhren von Cucurbita im Sitzungsbericht d. k. bayer. Akademie der Wiss. München 1861, und Johannes Hanstein: die Milchsaftgefässe Berlin 1864.

[2]) Die Entwickelung derselben wurde zuerst von Schacht richtig erkannt: De maculis in plantarum vasis etc. Bonn 1860.

dickungsmasse wächst ebenfalls kreisförmig, sich verengend fort, und so erscheint die Flächenansicht eines solchen Tüpfels in Form zweier concentrischer Kreise, deren grösserer den ursprünglichen Umfang der dünnen Hautstelle (Fig. 25 *cb* bei *t*), deren innerer den sich

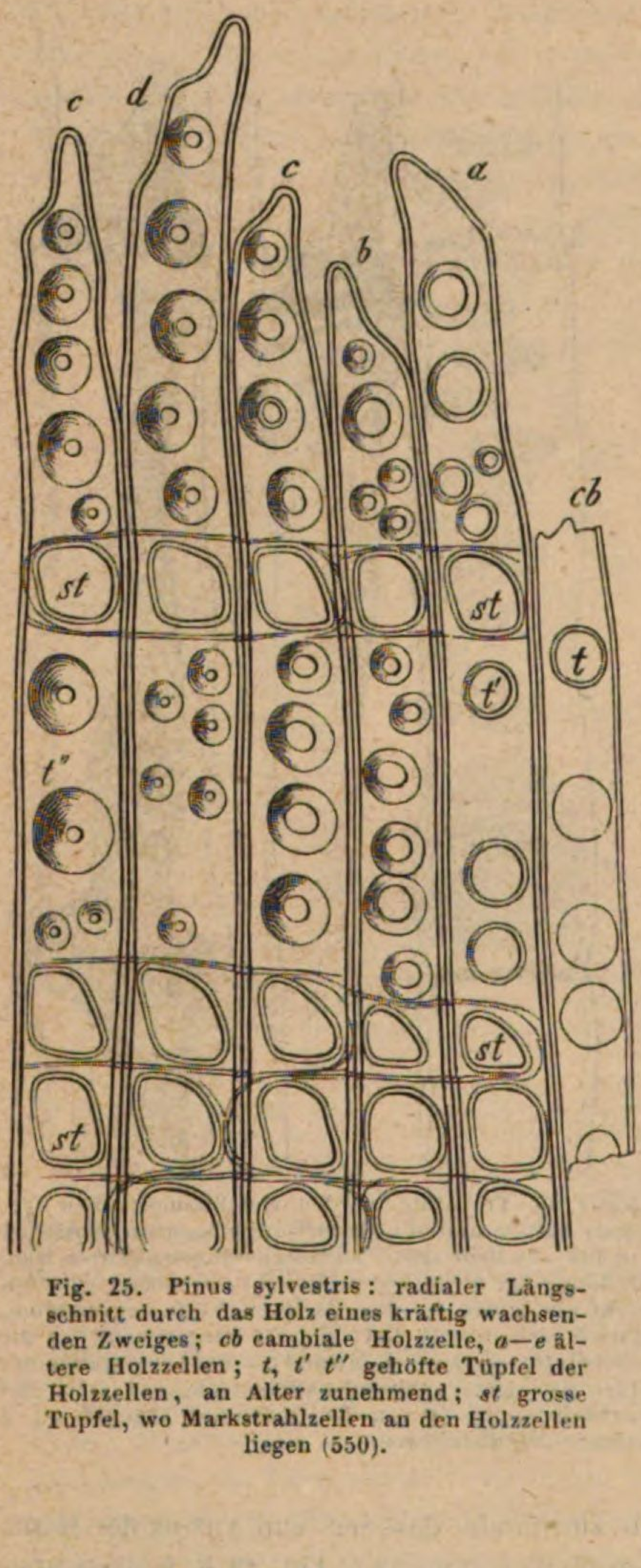


Fig. 25. Pinus sylvestris: radialer Längsschnitt durch das Holz eines kräftig wachsenden Zweiges; *cb* cambiale Holzzelle, *a*—*e* ältere Holzzellen; *t*, *t'* *t''* gehöfte Tüpfel der Holzzellen, an Alter zunehmend; *st* grosse Tüpfel, wo Markstrahlzellen an den Holzzellen liegen (550).

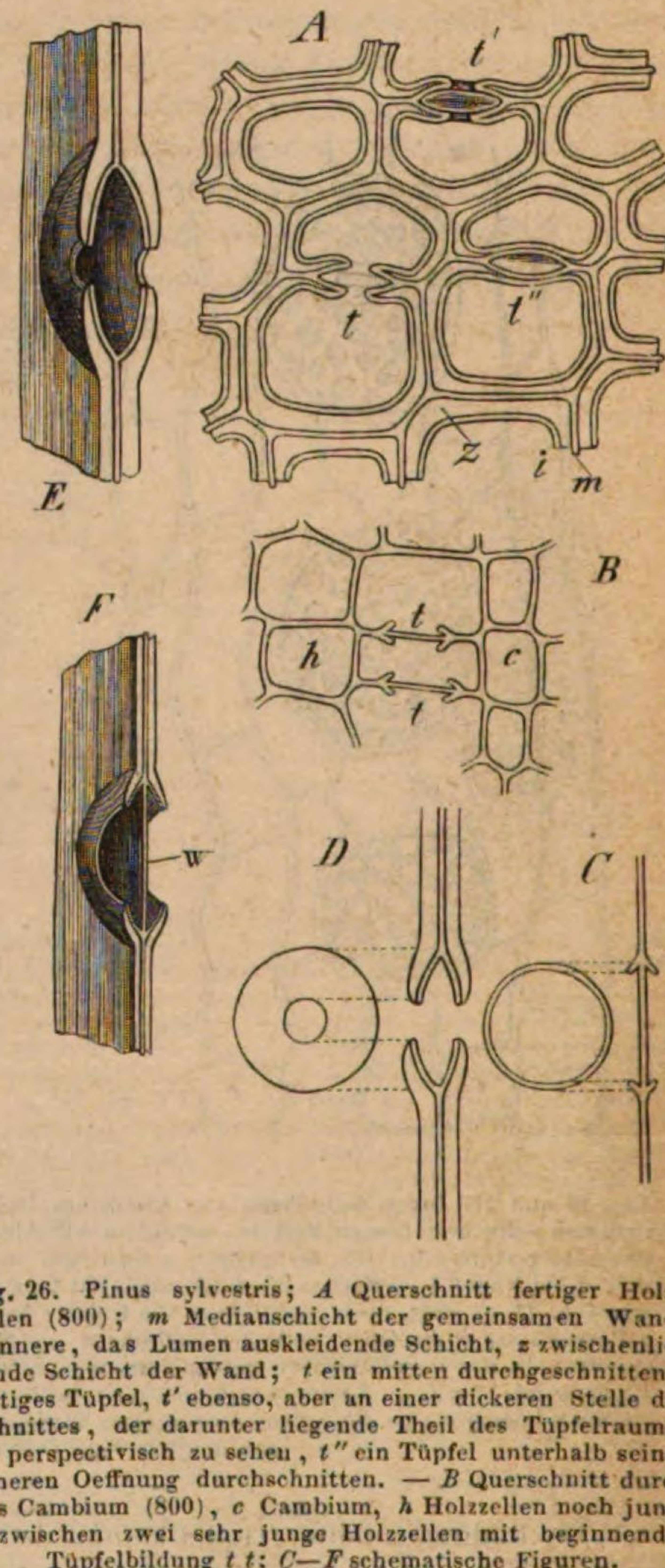


Fig. 26. Pinus sylvestris; *A* Querschnitt fertiger Holzzellen (800); *m* Medianschicht der gemeinsamen Wand, *i* innere, das Lumen auskleidende Schicht, *z* zwischenliegende Schicht der Wand; *t* ein mitten durchgeschnittenes fertiges Tüpfel, *t'* ebenso, aber an einer dickeren Stelle des Schnittes, der darunter liegende Theil des Tüpfelraumes ist perspectivisch zu sehen, *t''* ein Tüpfel unterhalb seiner inneren Oeffnung durchschnitten. — *B* Querschnitt durch das Cambium (800), *c* Cambium, *h* Holzzellen noch jung, dazwischen zwei sehr junge Holzzellen mit beginnender Tüpfelbildung *t t*; *C*—*F* schematische Figuren.

nach und nach verengenden kreisförmigen Rand der Verdickung darstellt (Fig. 25 *a*—*e*, Fig. 26 *C*, *D*). Da nun dieser Vorgang auf beiden Seiten einer Scheidewand zweier Zellen stattfindet, so wird durch die beiden Ueberwölbungen ein linsenförmiger Raum umgrenzt, der in der Mitte durch die ursprüngliche dünne Lamelle der Haut in zwei gleiche Hälften getheilt ist (Fig. 26 *F*, *w*), jede Hälfte dieses Tüpfelraumes ist durch eine kreisrunde Oeffnung mit der Zellhöhlung in Communication. Wenn die Holzzellen ihr Protoplasma verlieren und sich mit Luft und Wasser füllen, so wird dieses dünne Häutchen (wie in Fig. 26) zerstört, der Tüpfelraum bildet eine einzige Höhlung, die zwischen den übergewölbten Verdickungsmassen der Scheidewand eingeschlossen und nach rechts und links durch eine kreisförmige Oeffnung

mit den benachbarten Zellhöhlungen verbunden ist (Fig. 26 *A, D, E*). Bei Pinus sylvestris sind die Tüpfel gross und weit von einander entfernt, der ganze Vorgang Schritt für Schritt

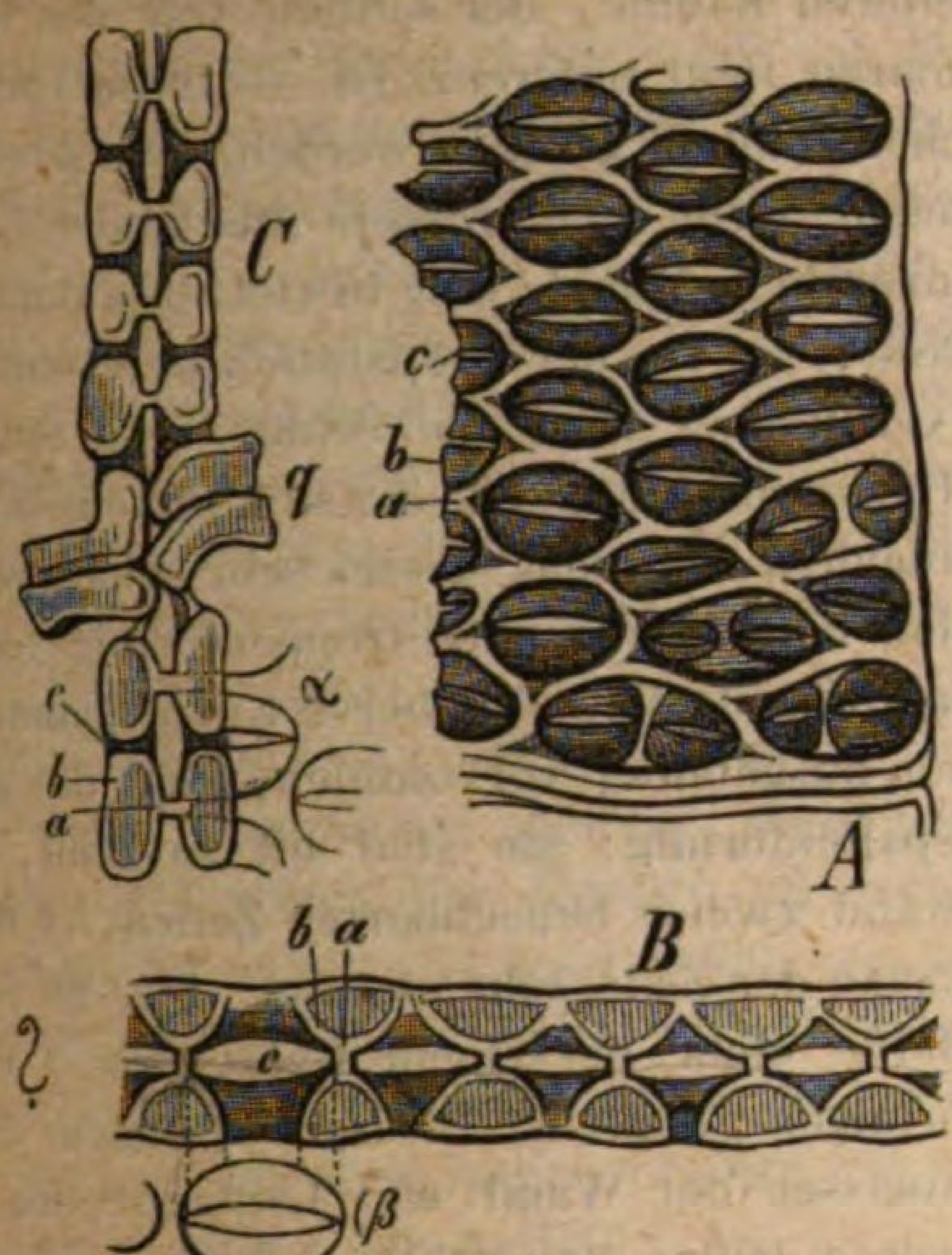


Fig. 27. Dahlia variabilis, Gefässwand mit gehöften Tüpfeln aus der saftigen Wurzelknolle; *A* Flächenansicht eines Stückes einer Gefässwand von aussen; *B* Querschnitt derselben (horizontal, senkrecht auf das Papier), *C* Längsschnitt (vertical, senkrecht auf die Papierebene); *q* Querwand; *a* die dünnen ursprünglichen Verdickungsleisten, *b* der verbreiterte, den Tüpfel überwölbende später gebildete Theil der Verdickungsleisten, *c* der Spalt, durch den der Tüpfelraum mit dem Zellraum communicirt. Bei *α* und *β* ist zur Erläuterung dem Längs- und Querschnitt die entsprechende Flächenansicht beigefügt (800).

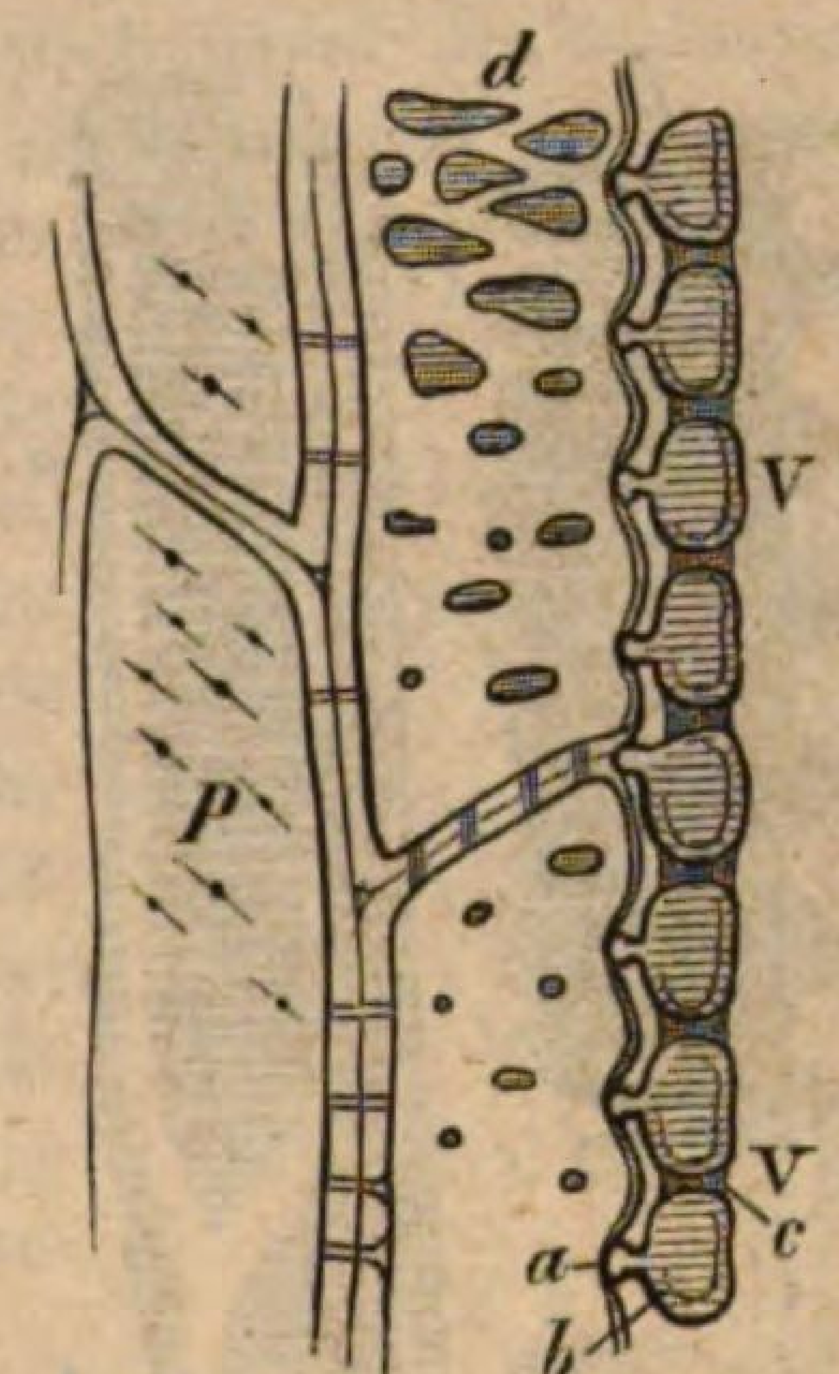


Fig. 28. Dahlia variabilis, aus der Wurzelknolle; *P* parenchymatisch ausgebildete Holzzellen; *V* ein Stück einer Gefässwand, wo diese einer parenchymatischen Holzzelle angrenzt; *a b* die Verdickungsmassen der Gefässwand senkrecht durchschnitten, *c* der Spalt des Tüpfels; *d* einfache Tüpfel auf der parenchymatischen Holzzelle (800).

leicht zu erkennen. Etwas fremdartig dagegen erscheint der Vorgang dann, wenn die Tüpfel sehr nahe aneinander liegen, wie bei den getüpfelten Gefässen. In diesem Falle tritt die Verdickung zuerst in Form eines Netzes auf, welches die dünnen Hautstellen in Form rundlich polygonaler Maschen umgiebt, wie man sehr leicht an jungen Maiswurzeln z. B. erkennt. Fig. 27 *A* stellt einen Theil der Seitenwand eines bereits fertigen Gefässes[1]) der Wurzelknolle von Dahlia dar; die ursprünglich auf der dünnen Haut auftretenden Leisten sind mit *a* bezeichnet und hell gelassen; sie umschliessen elliptisch-zweispitzige Maschen. Bei fortschreitender Verdickung behält jede Leiste ihre ursprüngliche Breite, wo sie der dünnen Zellhaut aufgesetzt ist, aber ihr weiter nach innen wachsender freier Rand verbreitert sich und wölbt sich über die dünne Hautstelle hinüber. In diesem Falle wachsen aber die Ueberwölbungen nicht gleichmässig, sondern so, dass ihre Ränder schliesslich einen schmalen Spalt bilden (*c* in *A* und *B*). Auch hier findet, wenn zwei gleichartige Zellen aneinander liegen, derselbe Vorgang auf beiden Seiten der Grenzwand statt und auch hier werden durch die Ueberwölbungen linsenförmige Räume gebildet, die anfangs durch die ursprüngliche dünne Hautlamelle halbirt sind; auch hier verschwindet die Letztere später und es treten die Zellräume an jedem gehöften Tüpfel in Communication; der Canal der sie verbindet (das gehöfte Tüpfel) ist in der Mitte weit und öffnet sich rechts und links in jede Zelle durch einen engen Spalt (Fig. 27 *B, C*). — Grenzt dagegen eine derartige Gefässzelle an eine Parenchymzelle, welche immer saftig und geschlossen bleibt, so findet die Verdickung mit Ueberwölbung der Tüpfel nur auf der Seite der Gefässzelle statt (Fig. 28 *V*),

1) Ueber den Begriff eines Gefässes vergl. das 2. Kapitel.

die dünnen Stellen der Haut bleiben erhalten[1]) und die gehöften Tüpfel bleiben geschlossen; aus dem Zellraum des Gefässes führt ein enger Spalt (*c*) zwischen den verbreiterten Verdickungsmassen (*b*) hindurch zu einem weiteren Raume, der seitlich von den schmalen Verdickungsleisten (*a*), aussen von der primären Haut umgrenzt ist. — Diese Verhältnisse können nur in Schnitten von ausserordentlicher Feinheit gesehen werden, man gewinnt dieselben leicht, wenn man grössere Stücke der betreffenden Pflanzentheile Monate lang in viel absolutem Alkohol liegen lässt, sie vor der Präparation herausnimmt und diesen verdunsten lässt; so erhält man Stücke von einiger Härte und Zähigkeit, die sich ungemein gut und glatt schneiden, wenn das Messer sehr scharf ist.

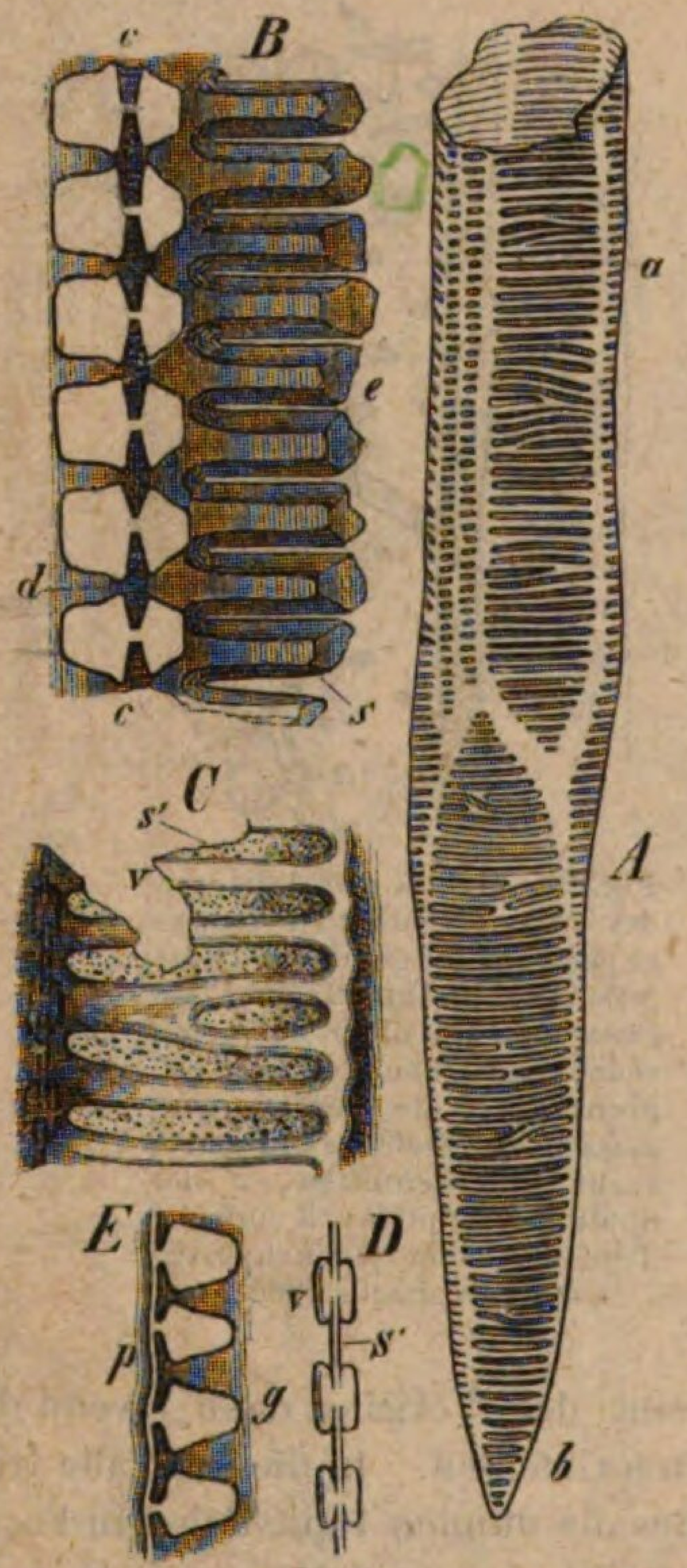


Fig. 29. Pteris aquilina, leiterförmig verdicktes Gefäss aus dem unterirdischen Stamme; *A* halbe Gefässzelle, durch Schulzesche Mazeration isolirt; *B—D* an in absolutem Alkohol erhärteten Stammstücken gewonnen. *B* nach sehr klaren Schnitten halb schematisch gezeichnet; rechts Flächenansicht der Gefässwand von innen, *c c* senkrechter Durchschnitt derselben; *C* Flächenansicht einer jungen Gefässwand, *D* ihr senkrechter Durchschnitt; *E* Stelle, wo ein Gefäss an eine saftige Zelle grenzt, im Durchschnitt senkrecht auf die Verdickungsleisten des Gefässes (800).

Bei den leiterförmig oder treppenförmig verdickten Gefässwandungen, die bei höheren Kryptogamen besonders schön ausgebildet vorkommen, sind die gehöften Tüpfel spaltenförmig; sie sind oft so breit, als die Scheidewand zweier benachbarter Zellen, in Richtung der Längsaxe der Zelle sehr niedrig. Fig. 29 zeigt die untere Hälfte einer derartigen Gefässzelle *A* mit den spaltenförmigen Tüpfeln, zwischen denen die Verdickungsmassen der Wand wie Leitersprossen liegen; die grösseren hellen Räume sind die Kanten, wo die Zelle mit den Kanten der Nachbarzelle zusammentrifft. Die Bildung einer solchen leiterförmigen Verdickung beginnt damit, dass auf der ursprünglichen, sehr dünnen Wand, welche zwei Gefässzellen trennt (*C*, *s'*), querlaufende Verdickungsleisten entstehen, *v*, die rechts und links in diejenige Verdickung übergehen, welche jedesmal an der Kante einer Zellenwand liegt. *C* zeigt dies von der Fläche, *D* im senkrechten Durchschnitt. Im ausgebildeten Zustand ist die dünne Lamelle (*s'*) verschwunden (*c c* bei *B*), die Verdickungsleisten haben sich nach innen wachsend übergewölbt, so dass nur ein enger Spalt (*d*, *B*), zwischen ihren Rändern bleibt; noch weiter nach innen wird die Leiste wieder schmäler; die Innenräume zweier benachbarter Gefässe sind also durch zahlreiche breite Spalten verbunden (*s* in *B*), das Gerüst der Leiter wird von eigenthümlich geformten Sprossen gebildet, die bei *B* in *c c* im Durchschnitt, bei *B* in *e* von der Fläche gesehen werden. Wo eine Gefässwand an eine parenchymatische Zelle angrenzt (*E*), da erfolgt die leiterförmige Verdickung nur auf der Seite des Gefässes (*g*), sie unterbleibt auf der andern Seite (*p*); auch in diesem Falle bleibt die dünne ursprüngliche Wand erhalten, sie verschliesst die breiteren Aussenräume der gehöften spaltenförmigen Tüpfel.

1) Diese dünnen, gehöfte Tüpfel verschliessenden Hautstellen können durch lebhaftes Flächenwachsthum Aussackungen bilden, welche durch die Poren der Tüpfel in die Gefässzelle hineinwachsen, sich dort ausbreiten, durch Querwände getheilt werden und so ein dünnwandiges Gewebe bilden, welches nicht selten die ganze Höhlung der Gefässzelle erfüllt. Diese Bildungen sind längst unter dem Namen Tüllen bekannt (häufig und leicht zu sehen z. B. in alten Wurzeln von Cucurbita, im Holz von Robinia pseudacacia u. v. a.).

Mit diesen Beispielen ist aber die Mannichfaltigkeit der Tüpfelbildungen noch lange nicht erschöpft, auch können hier nicht alle Vorkommnisse dargestellt werden; nur auf einige sei hingewiesen.

Wir sahen bei der Gefässbildung von Dahlia (Fig. 27) wie das Tüpfel anfangs einen grossen rundlichen Raum einnimmt, während die Ränder der überwölbenden Verdickung einen Spalt einschliessen. Durch eine Abänderung dieses Wachsthumsvorgangs kannn nun der Spalt eine viel grössere Länge erreichen als dem Durchmesser des äusseren Tüpfelraumes entspricht, dann erscheint das Tüpfel auf der Flächenansicht als eine rundliche Oeffnung, die von einem Spalt durchsetzt wird (Fig. 28 bei *P*). Es kommt auch vor, dass der Tüpfelspalt bei fortschreitender Verdickung seine Richtung ändert, so dass man dann auf der Flächenansicht zwei einander kreuzende Spalten wahrnimmt (Fig. 30 *A* u. *B*, *st*). Um aber sicher zu sein, dass diess innerhalb der Zellhautschichten e i n e r Zelle stattfindet, muss man die Zellen durch Mazeration isoliren. Aehnliche Bilder der Flächenansicht erhält man nämlich oft auch, wenn man die g a n z e Scheidewand zweier Zellen von der Fläche aus betrachtet. Läuft in der einen Zelle der Spalt nach links oben, so kann der correspondirende Spalt auf der andern Seite nach rechts oben laufen; in der Flächenansicht erscheinen sie dann gekreuzt[1]).



Fig. 30. Braunwandige Zellen im Stamm von Pteris aquilina. *A* eine halbe Zelle, durch Schulze'sche Mazeration isolirt und entfärbt; *B* ein Stück davon stärker vergrössert (550); die spaltenförmigen Tüpfel sind gekreuzt, d. h. der Spalt dreht sich bei zunehmender Verdickung; bei *p* Seitenansicht eines Spaltes, der hier als einfacher Canal erscheint, da er den schmalen Durchschnitt zeigt.

Bei Gewebezellen ist die Scheidewand anfangs immer eine sehr dünne einfache Lamelle; bei dem Dickenwachsthum springen die Verdickungsmassen nach rechts und links in die benachbarten Zellhöhlungen vor. Gewöhnlich ist das Wachsthum rechts und links von einer Scheidewand, wie wir bereits sahen, correspondirend, was zumal bei der Tüpfelbildung sehr deutlich hervortritt, insofern die Tüpfelcanäle benachbarter Zellen auf einander treffen. Da nun aber eine Gewebezelle oft an verschiedenen Seiten an ganz verschiedene Nachbarzellen angrenzt, so können auch verschiedene Seiten derselben Zelle verschiedene Verdickungsformen, zumal verschiedene Tüpfelbildungen zeigen. Auch kann das gesammte Dickenwachsthum an verschiedenen Seiten sehr verschieden sein; so sind z. B. die Epidermiszellen auf der äusseren freien Wand meist stark verdickt, auf der innern Wand, wo sie an parenchymatische Zellen angrenzen, entweder sehr dünn, oder den Nachbarn entsprechend gebildet.

Das correspondirende Dickenwachsthum tritt mehr zurück, wenn die Verdickungsmassen eine deutlich schraubige Structur zeigen oder wenn sie in Form starker Schraubenbänder auftreten, wie bei den Spiralfaserzellen; wenn hier in jeder zweier benachbarter Zellen ein oder mehr Schraubenbänder in gleicher Richtung gewunden verlaufen, so müssen sie sich nothwendig an der gemeinsamen Trennungswand kreuzen.

c) S c h i c h t u n g u n d S t r e i f u n g der Zellhaut. Wenn die Zellhäute eine gewisse Dicke und Flächenausdehnung erreicht haben, so tritt die Schichtung und Streifung mehr oder minder deutlich hervor. Vermöge der Schichtung erscheint die Haut aus ineinander

1) Eine sehr klare Darstellung eines gedrehten Tüpfelcanals, dessen äusserer und innerer Spalt (innerhalb derselben Haut) sich kreuzen, siehe bei Nägeli, Berichte der Münchener Akademie 1867 (9. Juli) Taf. V. Fig. 45.

geschachtelten, sehr dünnen Häutchen, die einander dicht anliegen, zusammengesetzt; die Schichtung wird sowohl auf dem Quer- als Längsschnitt der Haut gesehen. Die Streifung ist gewöhnlich am deutlichsten von der Fläche aus zu sehen; sie macht sich bemerklich in Form zweier (zuweilen scheinbar mehrerer) Liniensysteme, welche auf der Oberfläche hinziehen; das eine System, aus unter sich parallelen Streifen bestehend, wird immer von dem anderen System, welches ebenfalls aus parallelen Streifen besteht, geschnitten. Die genauere Untersuchung zeigt, dass die als Streifung erscheinende Structur, nicht bloss der Oberfläche oder einer Schicht der Zellhaut angehört, dass die Streifung vielmehr die ganze Dicke der Haut durchsetzt, dass die Streifen also Lamellen sind, welche die Oberfläche schneiden und sich durch alle die concentrischen Schichten hindurch fortsetzen. Bei stark ausgeprägter Streifung, und wenn diese der Längsaxe der Zelle nahezu parallel ist, erkennt man sie daher auch auf dem Querschnitt in Form von verdickten Streifen, welche die concentrische Schichtung durchsetzen; auf dem Längsschnitt der Zellhaut sind nur solche Streifensysteme deutlich zu erkennen, die von der Fläche gesehen ungefähr quer um die Zelle herumlaufen.

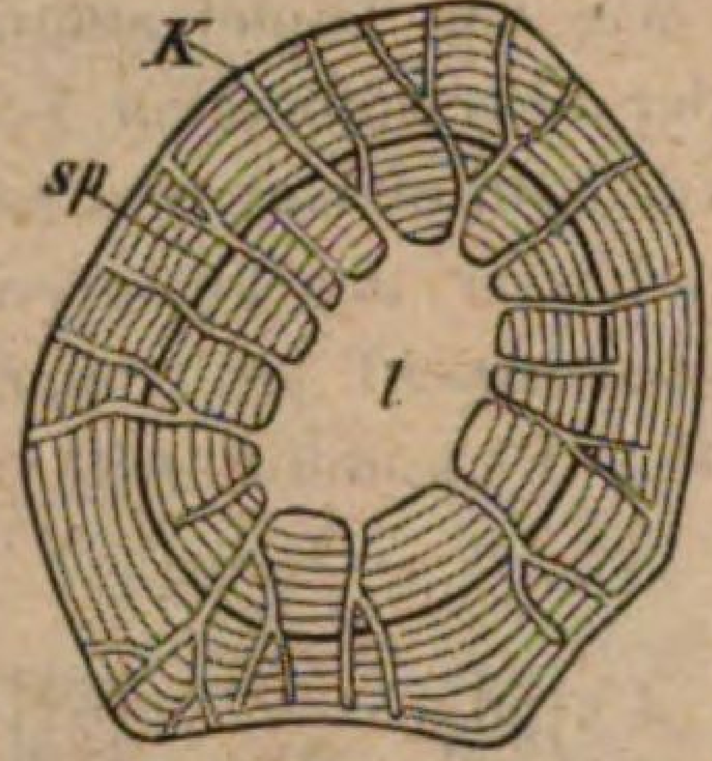


Fig. 31. Querschnitt einer Bastzelle der Wurzelknolle von Dahlia variabilis (800); *l* die Zellhöhlung, *K* Tüpfelcanäle, welche die Schichtung durchsetzen, *sp* ein Sprung, durch den ein inneres Schichtensystem sich abgesondert hat.

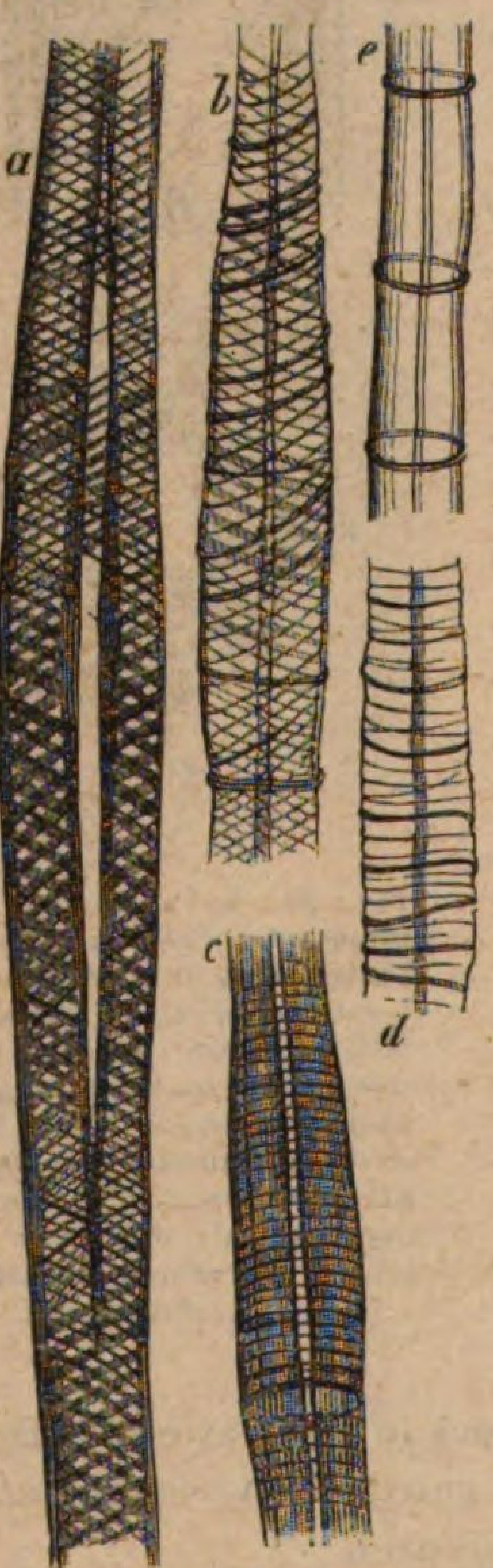


Fig. 32. Bastzellen aus dem Blatt von Hoja carnosa (800), die Streifung zeigend; diese ist in der Natur bei weitem weniger markirt, aber eben so deutlich. — *a* optischer Längsdurchschnitt der gekreuzten Ringstreifung; *b* Aussenansicht der Seite, wo sich die Ringstreifen kreuzen; *c* Aussenansicht der Seite, wo sie sich nicht kreuzen; *d* ebenso; *e* ein Stück Zellhaut, wo nur einzelne Ringstreifen deutlich sind.

Jedes Schichten- und jedes Streifensystem besteht aus Lamellen von sichtbarer Dicke und von verschiedenem Lichtbrechungsvermögen, so dass immer eine stärker brechende Schicht mit einer schwächer brechenden, eine stärker lichtbrechende Streifungslamelle mit einer schwächer brechenden abwechselt. Dieser Unterschied der Lichtbrechung rührt von einer verschiedenen Vertheilung des Wassers und der festen Stofftheilchen in der Zellhaut her; die minder stark lichtbrechenden Lamellen sind reicher an Wasser, ärmer an Zellhautstoff, also minder dicht; die stärker lichtbrechenden und dichteren Lamellen enthalten weniger Wasser und mehr Zellstoff. Daher verschwindet die Schichtung und Streifung der Zellhaut durch vollständige Wasserentziehung, ebenso durch allzustarke Quellung, d. h. Wassereinlagerung, weil im ersten Fall die wasserreichen Schichten den wasserarmen gleich, im zweiten Fall die wasserarmen Schichten durch reichliche Wassereinlagerung den anderen Schichten ähnlich werden. Dagegen tritt die Schichtung und Streifung am deutlichsten hervor, wenn bei einem bestimmten Wassergehalt der Zellhaut die Differenz der dichten und weichen Substanz am grössten wird; in vielen Fällen kann diess durch Zusatz von Säuren oder Alkalien bewirkt werden, die eine nicht allzustarke Quellung hervorrufen. Sind aber die dichten Streifen sehr dicht, die weichen sehr wasserreich, wie bei

manchen Holzzellen (Pinus sylvestris), so wird die Streifung auch durch Austrocknung deutlicher, weil dann die dichten Streifen hervorragen, die weichen einsinken.

Die Streifensysteme und die Schichtung einer Zellhaut durchsetzen einander, wie die Spaltungsflächen eines nach drei Richtungen spaltbaren Krystalls. Da nun aber Streifen und Schichten aus messbar dicken Lamellen von abwechselnd dichter und weicher Substanz bestehen, so erscheint die Haut aus parallelepipedischen Stücken zusammengesetzt, die sich durch ihren Wassergehalt unterscheiden. Sieht man einstweilen von der Schichtung ab und nimmt man an, dass zwei sich schneidende Streifensysteme vorhanden sind, so werden immer da, wo zwei dichte Streifen sich schneiden, die dichtesten wasserärmsten, da wo zwei weiche sich schneiden, die weichsten, wasserreichsten Stellen vorhanden sein; wo endlich die weichen und dichten Stellen sich schneiden, werden Areolen von mittlerer Dichte sich bilden. Die Durchschnitte der Streifungslamellen müssen Prismen bilden, welche senkrecht auf der Zellhautfläche (oder schief auf ihr) stehen; ist die concentrische Schichtung stark ausgeprägt, so muss jedes dieser Prismen in radial hinter einander liegende dichte und weiche Abschnitte zerlegt werden, ist die concentrische Schicht schwach ausgebildet, so kann die prismatische Structur zuweilen sehr deutlich hervortreten; die eigenthümliche innere Structur der Exosporien von Rhizocarpeen und die noch mannichfaltigern der Exine vieler Pollenkörner kann auf eine weitere Ausbildung derartigen Verhaltens zurückgeführt werden, was im Einzelnen durchzuführen hier des Raumes wegen unmöglich ist. Die Lamellen, welche äusserlich als Streifung erscheinen, können die Form geschlossener Ringe haben, d. h. dünnen Durchschnitten der Zelle ähnlich sein, oder aber schraubig um die Zellenaxe verlaufen. Man unterscheidet danach Ringstreifung und Spiralstreifung; es ist oft ungemein schwierig zu entscheiden, welche von beiden vorhanden ist; zuweilen sind auch an derselben Zellhaut beide an verschiedenen Stellen ausgebildet. — Zuweilen ist das eine Streifensystem sehr undeutlich, das andere desto stärker ausgeprägt, oder in einer Schicht der Zellhaut kann das eine, in einer anderen Schicht das andere Streifensystem stärker entwickelt sein, was mit der oben berührten Drehung der Tüpfelspalten genetisch zusammenhängt. — Die Streifung ist meist am deutlichsten bei Zellen mit breiten gleichmässigen Verdickungsflächen (Valonia utricularis, Haare von Opuntia, Markzellen der Wurzelknollen von Dahlia, hier ungemein deutlich), aber sie ist auch bei complicirter Sculptur

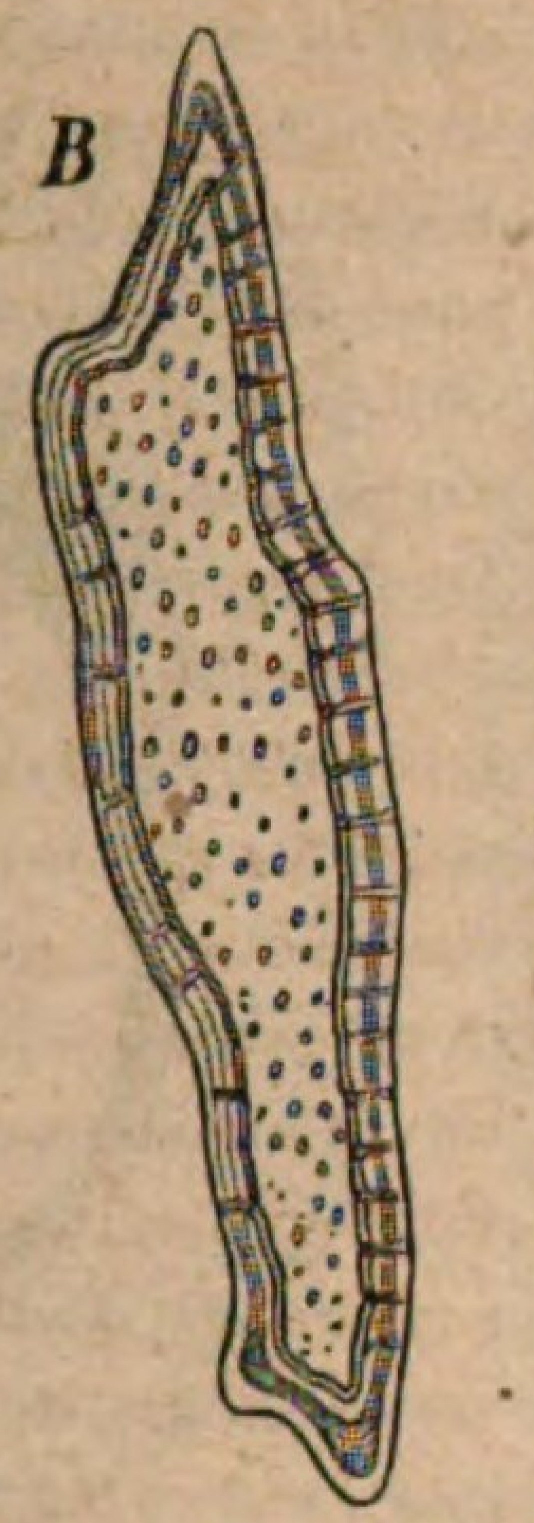


Fig. 33. Eine Zelle unter der Epidermis des Stammes von Pteris aquilina, durch Schulzesche Mazeration isolirt. Die Wand ist im optischen Längsschnitt gesehen, sie zeigt eine innerste sehr dichte Schicht, eine mittlere weiche Schicht (rechts und unten der dunkle Streif) eingefasst von zwei dichteren Schichten; diese Schichten sind von Tüpfelcanälen durchsetzt, die man an der Hinterwand im Querschnitt sieht.



Fig. 34. Streifung der Holzzellen von Pinus Strobus, *A* Flächenansicht einer jüngeren Zelle; über das noch junge gehöfte Tüpfel verläuft ein Spalt, der schraubigen Streifung entsprechend; *B* Durchschnittsansicht der Zellwand mit einem Theil der Seitenansicht; *i* die Mittellamelle der zweien Zellen gemeinsamen Wand; *v v* die ihr aufliegenden Verdickungsschichten; diese sind gestreift, die Streifung giebt sich als eine die ganze Dicke durchsetzende Lamellenbildung zu erkennen; die dichteren (hellen) Lamellen springen knötchenförmig hervor. — *C* Flächenansicht eines Tüpfels, die Streifung erscheint hier als eine sternförmige Anordnung minder dichter Stellen (800).

der Zellhaut zu erkennen, z. B. an den mit dicht gedrängten kleinen gehöften Tüpfeln versehenen Wandungen sehr weiter Gefässe von Cucurbita Pepo (nach Schulzescher Mazeration, zumal an Gefässen der Wurzel sehr deutliche gekreuzte Spiralstreifung). — Die Streifung

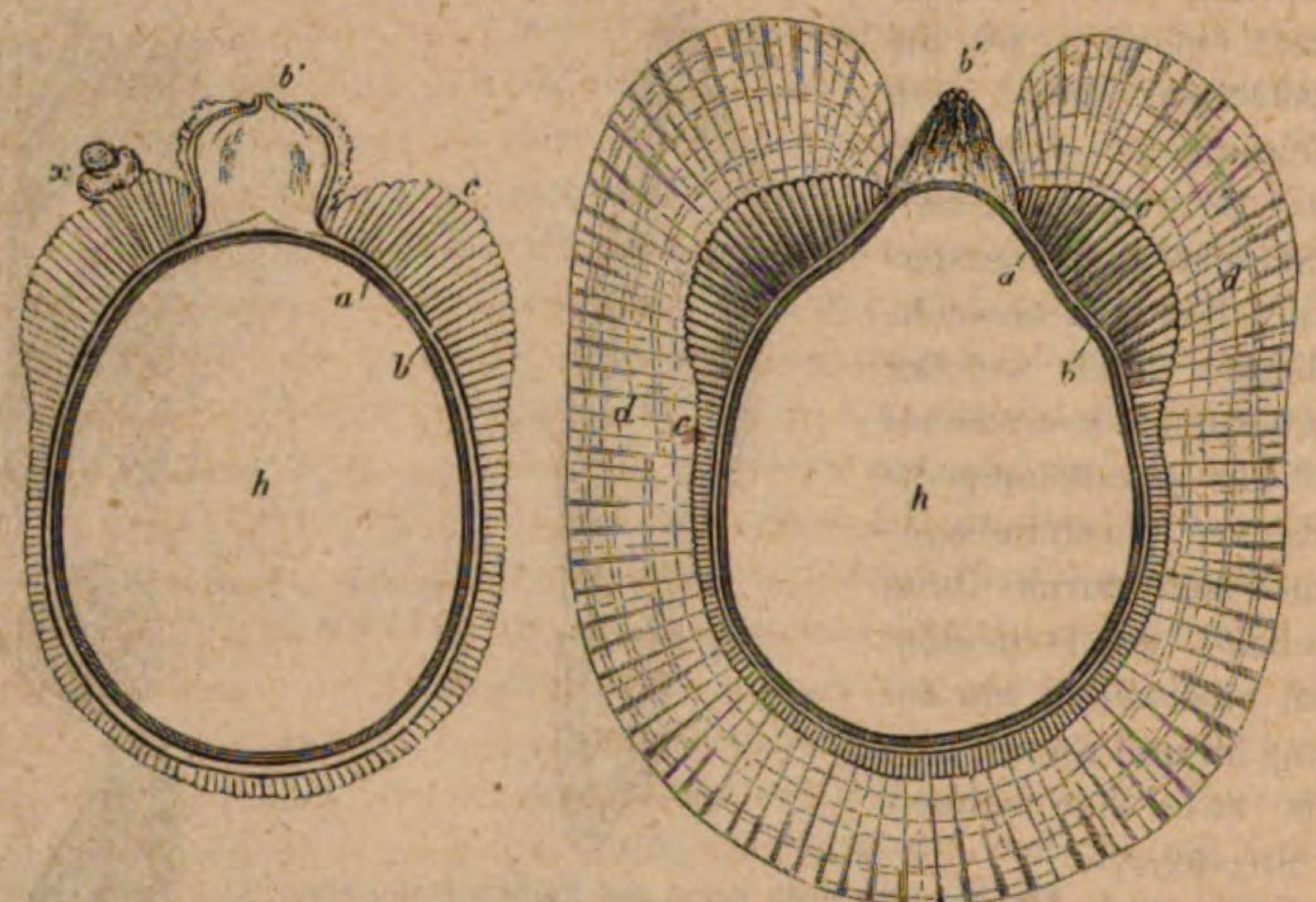


Fig. 35. Makrosporen von Pilularia pilulifera, im optischen Längsdurchschnitt; links eine noch unreife Spore, der die äusserste gallertartige Zellhautschicht noch fehlt, die bei der reifen Spore rechts vorhanden ist; die beiden äusseren Zellhautschichten der Letzteren (*c* und *d*) haben prismatische Structur angenommen, die besonders bei *c* sehr deutlich hervortritt; bei *d* ist gleichzeitig eine Schichtung schwach angedeutet. Von der Fläche gesehen erscheinen die Prismen als Areolen; die Grenzflächen der Prismen sind bei der entsprechenden Hautschicht von Marsilia salvatrix fester und cuticularisirt, wodurch sie das Ansehen einer Bienenwabe erhält. (Vergl. Johannes Hanstein, Berliner Monatsber. 6. Februar 1862. Fig. 17 und II Buch Rhizocarpeen.)

kann selbst zu Niveaudifferenzen Anlass geben; zuweilen springen die dichteren Lamellen auf der Innenseite der Haut ein wenig vor (Fig. 34 *b*) oder es treten einzelne dichtere Lamellen eines Streifensystems allein hervor; so kommt z. B. auf der Innenseite der Holzzellen von Taxus baccata ein feines Schraubenband zum Vorschein, welches nicht selten mit einem entgegengesetzt verlaufenden sich kreuzt[1]). — Wo langgezogene spaltenförmige Tüpfel schraubenlinig auf der Haut angeordnet sind, da findet man gewöhnlich ein Streifensystem in entsprechender Richtung.

Dieses Wenige mag hier genügen, den Anfänger auf das Wesen der Schichtung und Streifung und auf ihre Beziehung zur Sculptur der Zellhaut hinzuweisen, eine weitere Ausführung würde die Grenzen dieses Buches überschreiten[2]). Genaueres findet man in der bahnbrechenden Arbeit Nägeli's: über den inneren Bau der vegetabilischen Zellmembran, in Sitzungsbericht der Münchener Akademie 1864. Mai und Juli), wo auch die Literatur behandelt ist, und bei Hofmeister: Handbuch der physiol. Bot. I.

d) Intussusception als Ursache des Flächen- und Dickenwachsthums der Zellhaut. Das Flächenwachsthum der Zellhaut kann nur so gedacht werden, dass zwischen die schon vorhandenen Partikeln derselben neue Partikeln eingeschoben werden, die jene auseinanderdrängen. Es ist sehr wahrscheinlich, dass die Streifungs-

1) Wahrscheinlich hängt auch die feine Sculptur der Diatomeenschale mit analogen Verhältnissen zusammen.

2) Sehr leicht und schon bei schwächeren Vergrösserungen zu sehen ist die Streifung an den grossen Markzellen der Wurzelknollen von Dahlia, an den Haaren der Opuntien, an Valonia utricularis; an isolirten Holzzellen von Pinus, an Bastfasern u. s. w. meist erst bei sehr starker Vergrösserung; eines der am längsten bekannten Beispiele sind die mit Erweiterungen und Verengerungen versehenen Bastzellen der Apocyneen.

lamellen einen genetischen Zusammenhang mit diesem Vorgang haben, ähnlich wie ihn Nägeli für die concentrische Schichtung der Stärkekörner mit ihrem Wachsthum nachgewiesen hat. — Das Dickenwachsthum der Zellhaut dachte man sich lange Zeit so vor sich gehend, dass der ursprünglich vorhandenen dünnen Haut wiederholentlich neue concentrische Schichten auf der Innenseite angelagert werden, so dass also jedesmal die innerste Schicht die jüngste sein müsste. Die Schichtung der Haut schien auf diese Weise ungemein einfach erklärt und die chemische Differenzirung dicker Häute schien diese Vorstellung noch ganz besonders zu unterstützen. Allein die grössere Leistungsfähigkeit der neueren Mikroskope zeigt eine Thatsache, die vollkommen entscheidend gegen die Appositionstheorie spricht; zunächst zeigt sich, wie wir gesehen haben, die Schichtung verdickter Zellen nicht als eine Aneinanderlagerung gleichartiger, sondern als ein Wechsel ungleichartiger Schichten. Aus Gründen, die hier nicht erörtert werden können, darf man schon schliessen, dass diese Wechsellagerung wasserreicher und wasserarmer Schichten überhaupt nicht der Ausdruck einer Apposition, vielmehr nur der einer inneren Differenzirung der schon gebildeten Haut sein kann; entscheidend ist aber die Thatsache, dass auf der Innenseite jeder Zellhaut und zu jeder Zeit eine dichte, wasserarme Schicht liegt; fände das Dickenwachsthum durch successive Anlagerung von Schichten statt, so müsste abwechselnd bald eine dichte und bald eine weiche Schicht die innerste, jüngste sein, was aber nicht der Fall ist. Auch das Wachsthum solcher Verdickungsmassen, welche nach aussen vorspringen, wie die Kämme und Stacheln der Pollenkörner u. s. w. kann nur durch Intussusception, nicht durch Apposition erklärt werden.

Das Wachsthum durch Einlagerung kann nur in der Art gedacht werden, dass aus dem Protoplasma eine wässerige Lösung zwischen die Moleküle der Zellhaut (durch Diffusion) eindringt. Was für eine Lösung diess ist, kann gegenwärtig mit Bestimmtheit nicht gesagt werden, wahrscheinlich enthält sie irgend ein Kohlehydrat, welches sich leicht in Zellstoff umwandelt. Diese Substanz bildet nun zwischen den Molekülen der Zellhaut neue feste Moleküle von Zellstoff. Der Wachsthumsvorgang selbst sowie die beschriebene innere Structur der Zellhaut und gewisse Erscheinungen, welche das polarisirte Licht in ihr hervorruft, ebenso die Quellung der Haut, führen zu dem Schluss, dass sie aus festen Molekülen von bestimmter Form besteht, deren jedes mit einer Wasserhülle umgeben und von den Nachbarmolekülen getrennt ist; je wasserreicher eine Zellhautschicht oder eine Streifungslamelle ist, desto kleiner sind, nach den von Nägeli [1]) aufgestellten Grundsätzen, die festen Moleküle, desto zahlreicher und dicker die Wasserhüllen derselben. — Aus dem Gesagten folgt also, dass ein gewisses Quantum Wasser zum Wachsthum und zur inneren Organisation der Zellhaut ebenso unentbehrlich ist, wie der Zellstoff selbst; man kann dieses Wasser in demselben Sinne als Organisationswasser bezeichnen, wie man von dem Krystallwasser spricht; so wie dieses zum Aufbau vieler Krystalle, so ist jenes zur Structur der Zellhaut unentbehrlich. Es ist übrigens, wie wir sehen werden, eine Eigenschaft aller organisirten Gebilde, dass sie wenigstens so lange sie wachsen, Organisationswasser enthalten, eben weil sie sämmtlich durch Intussusception wachsen.

Nach dem bisher Mitgetheilten ist leicht ersichtlich, dass die concentrische Schichtenbildung einer durch Intussusception wachsenden Zellhaut wesentlich verschieden ist von der wiederholten Zellhautbildung um einen und denselben Protoplasmakörper; es werden auf diese Weise in einander geschachtelte Zellhäute erzeugt, die aber nicht als Schichten einer Zellhaut betrachtet werden dürfen. Dieser Vorgang ist sehr allgemein bei der Bildung der Pollenkörner der Phanerogamen: innerhalb derjenigen Schichtencomplexe der Zellhaut, welche man als Specialmutterzellen zu bezeichnen pflegt, bildet jeder Protoplasmakörper um sich eine neue Zellhaut, bevor die Mutterzellhaut zerstört wird (Fig. 36).

1) Die Theorie des Wachsthums der Zellhaut (wie aller organisirten Gebilde) durch Intussusception wurde von Nägeli begründet, zuerst in seiner grossen Arbeit über die Stärkekörner (1858). Vergl. auch Sachs, Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen § 114.

Die Erneuerung der Haut einer Zelle kann aber auch dadurch herbeigeführt werden, dass äussere Schichtencomplexe kein weiteres Wachsthum mehr erfahren, während innere Schichten derselben Haut durch Intussusception sich vergrössern. So ist die Zellhaut der

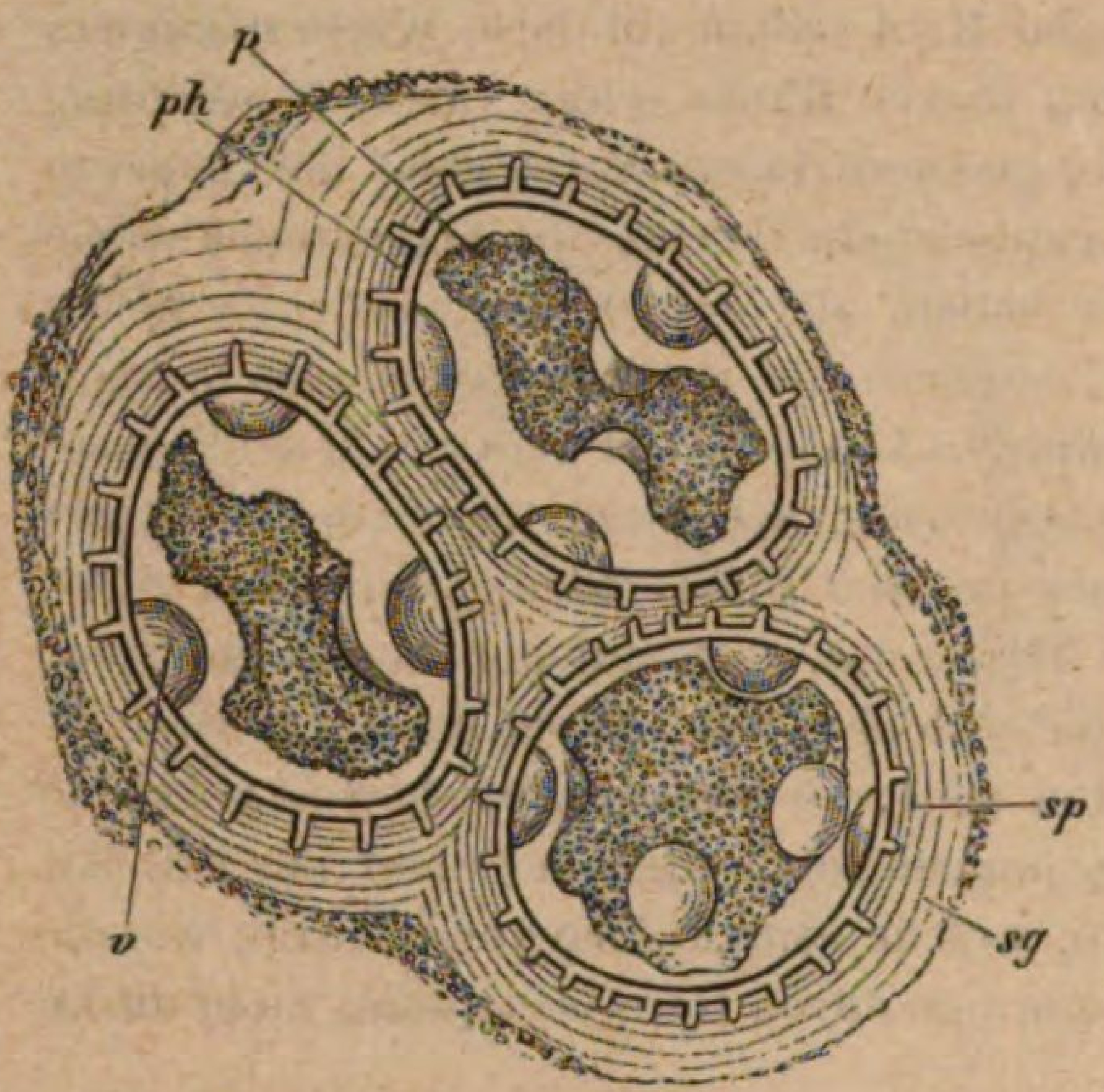


Fig. 36. Pollenmutterzelle von Cucurbita Pepo; *sg* die in Auflösung begriffenen äusseren gemeinsamen Schichten der Mutterzelle, *sp* die sogen. Specialmutterzellen, bestehend aus Schichtencomplexen der Mutterzelle, welche die jungen Pollenzellen umgeben; auch sie werden später aufgelöst; *ph* die Haut der Pollenzelle, ihre Stacheln wachsen nach aussen und durchbohren die Specialmutterzelle; *v* halbkugelige Zellstoffablagerungen an der Pollenzellhaut, aus denen sich später die Pollenschläuche bilden; *p* der contrahirte Protoplasmakörper der Pollenzelle (das Präparat war durch Zerschneiden einer seit Monaten in absolutem Alkohol liegenden Anthere gewonnen. 550).

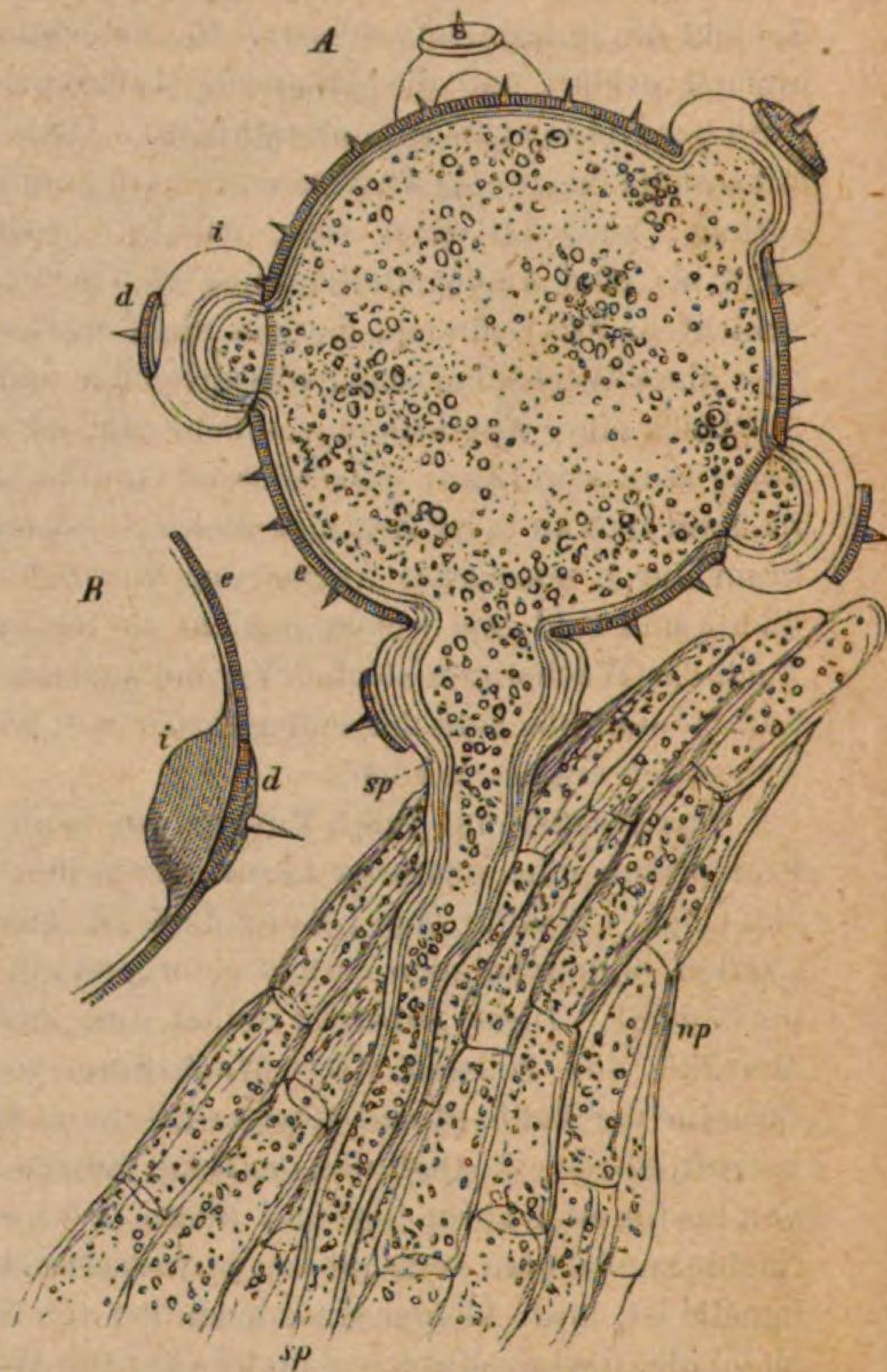


Fig. 37. *A* ein keimendes Pollenkorn von Cucurbita Pepo, welches einen Pollenschlauch *sp* in eine Narbenpapille *np* hineintreibt. Die Zellhaut des Pollenkorns besteht aus einer cuticularisirten Exine (*e*) und einer fortbildungsfähigen Intine (*i*); die letztere ist an bestimmten Stellen sehr verdickt, (*B*, *i*); auf jeder Verdickungsmasse bildet die Exine einen runden Deckel (*d*); wenn das Korn sich zur Keimung vorbereitet, so quellen die dicken Stellen der Intine, sich umstülpend, heraus und heben die Deckelstücke der Exine ab; aus einer oder zweien dieser Verdickungsmassen bilden sich Pollenschläuche (550).

Sporen und Pollenkörner ursprünglich ein durch Einlagerung wachsendes Ganzes; durch nachträgliche innere Differenzirung bilden sich Schichtencomplexe (Schalen) von verschiedenen chemischem und physikalischem Verhalten; die äussere feste cuticularisirte Schale (das Exosporium, Exine) bleibt später unverändert, sie wird als Hülle abgeworfen, während ein innerer Schichtencomplex (das Endosporium im einen, die Intine im anderen Falle) bei der Keimung der Sporen und Pollenkörner ein neues Wachsthum beginnt. Aehnlich ist der Vorgang bei manchen Fadenalgen (Rivularieen und Scytonemeen), wo nach und nach eine grosse Zahl von ineinander geschachtelten Zellhäuten gebildet wird, indem von Zeit zu Zeit die älteren Schichtencomplexe zu wachsen aufhören und von den fortwachsenden Faden durchbrochen während, indem derselbe neue Zellhautschichten bildet (Vergl. Nägeli und Schwendener: das Mikroskop II. p. 551). Es bedarf kaum der Erwähnung, dass derartige Erscheinungen dem Wachsthum der Zellhaut durch Intussusception nicht widersprechen, sondern nur besondere Modificationen des Zellenlebens überhaupt darstellen.

e) Differenzirung der Zellhaut in chemisch und physikalisch verschiedene Schichtencomplexe oder Schalenbildung.

Sehr junge und dünne, noch in raschem Wachsthum begriffene Zellhäute, sowie auch viele ältere sind in ihrer ganzen Dicke aus sogenanntem reinem Zellstoff gebildet, d. h. sie sind von Wasser leicht durchdringbar, wenig dehnsam und quellbar, sehr elastisch, farblos, in Schwefelsäure löslich; mit Iod und Schwefelsäure, durch Iodchlorzink, selten mit Iodlösungen allein (Sporenschläuche der Flechten) nehmen sie intensivblaue Färbung an. Neben diesen gemeinsamen Eigenschaften können sie, je nach der Natur der Zelle, noch manche besondere Reactionen zeigen. So verhalten sich unter den älteren ausgewachsenen Zellen die meisten saftreichen dünnwandigen Parenchymzellen höherer Pflanzen, viele dickwandige Algenzellen und, mit Ausnahme der Bläuung durch Iod und Schwefelsäure und Iodchlorzink, auch die meisten Pilz- und Flechtenfäden.

Bei stärker verdickten Zellen (selten bei ziemlich dünnen z. B. manchen Korkzellen) zeigen ganze Schichtencomplexe ein chemisch und physikalisch verschiedenes Verhalten, so dass die Zellhaut in zwei bis mehr Schalen[1]) eingetheilt erscheint, deren jede selbst wieder zahlreiche Schichten und die beschriebene Streifung zeigen kann. Bei frei liegenden eines Schutzes selbst bedürftigen Zellen (Pollen, Sporen), oder solchen, die selbst zum Schutze anderer Gewebe da sind, (Kork), ist eine äussere, mehr oder minder dicke Schale jeder Zellhaut verkorkt oder cuticularisirt; sind die Zellen dazu bestimmt ein festes Gerüst oder Gehäuse zu bilden (Holzzellen), so sind äussere Schichtencomplexe verholzt; in anderen Fällen dagegen sind die äusseren Schichten, seltener die inneren verschleimt. Gewöhnlich ist in allen drei Fällen eine innere Schicht der Haut vorhanden, welche die oben genannten »Zellstoffreactionen« erkennen lässt, während die verkorkten und verholzten Schalen der Zellhaut nach vorgängiger Behandlung mit Alkalien oder mit Salpetersäure in den Stand gesetzt werden, jene Reactionen ebenfalls zu zeigen; die verschleimten Schichten sind dessen meist unfähig.

Manche der hier einschlägigen morphologischen Verhältnisse finden ihre Erörterung erst bei der Betrachtung der Gewebebildung, auch trete ich hier noch nicht in eine Charakteristik der chemischen Verhältnisse der Zellhaut ein, da diese im dritten Buch eine naturgemässere Stellung findet; die hier angegebenen Reactionen sollen nicht eigentlich chemische Erkennungsmittel sein, sondern nur die morphologische Differenzirung erkennen lassen. Die Beschreibung einiger Beispiele wird den Anfänger hinreichend orientiren.

Der Pollen von Thunbergia alata zeigt, dass die verschiedene Ausbildung zweier Schichtencomplexe einer Haut soweit gehen kann, dass die cuticularisirte Schicht (hier Exine genannt) sich von der nicht cuticularisirten, noch wachsthumsfähigen Schale (hier als Intine bezeichnet) wirklich trennen lässt, wobei sie durch vorgebildete Spalten meist in ein oder zwei Schraubenbänder zerreisst. Künstlich kann diess herbeigeführt werden, wenn man diese Pollenkörner in concentrirte Schwefelsäure oder Kalilösung legt; die Exine färbt sich alsdann sehr schön roth, während die Intine im ersten Fall sich auflöst und im zweiten Fall ein Wenig quillt und farblos bleibt. Auch bei der Keimung vieler Sporen (z. B. Spirogyra, Laubmoose u. a.) wird das cuticularisirte Exosporium von dem sich weiter entwickelnden Endosporium völlig getrennt und abgestreift; ihrer Entwickelung nach sind beide aber, der Exine und Intine des Pollenkornes entsprechend, nur Schichtencomplexe einer Zellhaut, die eine verschiedene chemisch-physikalische Beschaffenheit haben.

Bei den Epidermiszellen trifft die Cuticularisirung entweder eine Schale der Aussenwandung oder sie greift in die Seitenwandungen ein, wie es z. B. in ganz exquisiter Weise an der Unterseite der Blattnerven von Ilex Aquifolium zu sehen ist. Behandelt man einen

Fig. 38.

1) Es dürfte sich gewiss empfehlen, den Ausdruck »Schichten« nur in dem unter d) erörterten Sinne zu brauchen, wobei es nur auf eine regelmässig wechselnde Differenz des Wasserreichthums ankommt, wie bei den Streifungslamellen; dann aber muss man für die hier betrachteten Bildungen einen anderen Namen haben; der Ausdruck »Schalen« scheint mir durchaus entsprechend.

sehr dünnen Querschnitt (Fig. 39 *A*) mit Iodchlorzinklösung und wendet eine sehr starke Vergrösserung (800) an, so erscheint jede Epidermiszellhaut aus zwei Schalen zusammengesetzt, deren innere, weichere, quellungsfähigere (*c*) sich dunkelblau färbt, während eine äussere Schale diese Farbe nicht annimmt. Diese letztere zeigt sich aber selbst noch aus zwei chemisch verschiedenen Lagen gebildet: einer inneren (*b*), welche sich gelb färbt und zwischen die Zellen seitlich eindringt (*b'*), und einer äusseren, welche farblos bleibt (*a*) und continuirlich über die Zellen hinläuft (die sogen. echte Cuticula); zwischen beiden bemerkt man noch eine Grenzzone, die sich bei bestimmter Einstellung des Mikroskops wie ein Schatten hinzieht. Sowohl die Innenschale, welche sich blau färbt, als die cuticularisirte Substanz sind aus mehreren Schichten in dem unter d) genannten Sinne gebildet; jede umfasst einen Schichtencomplex. An der letzteren tritt ausserdem noch die radiale lamellöse Structur (Streifung) deutlich hervor, wie Fig. 39 *A* bei *a b* zeigt; diese radialen Linien sind nicht, wie man früher glaubte, Poren, sondern die Queransichten von Lamellen; dieselben sind in Fig. 39 *B*, *s*, einer Flächenansicht der Cuticula als Streifen zu sehen, die der Länge der Blattnerven folgend, über die Querwände der Zellen (*q*) hinziehen.

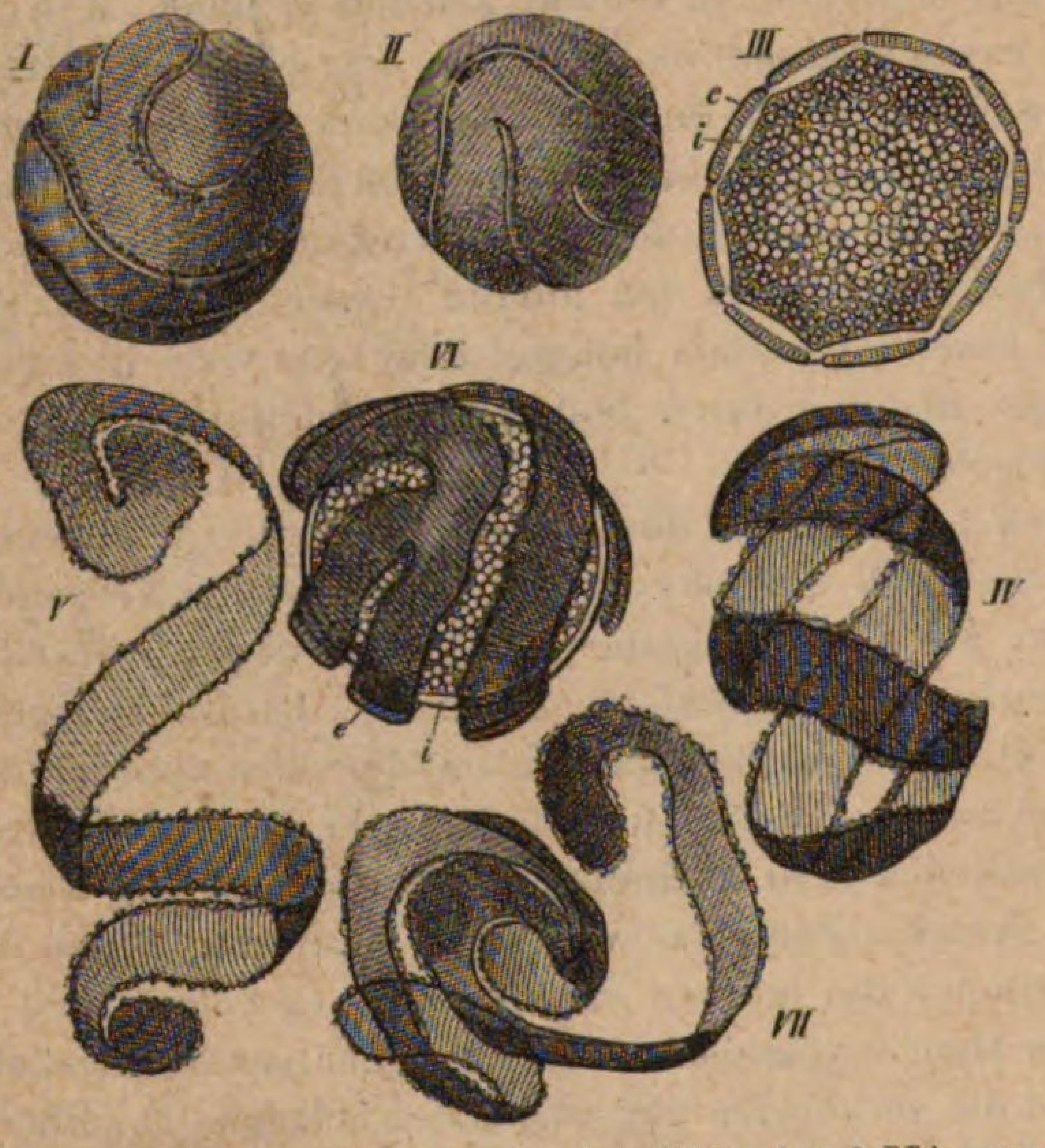


Fig. 38. Pollen von Thunbergia alata (550). *I* und *II* in concentrirter Schwefelsäure, *IV*, *V*, *VII* ebenso nach Auflösung der Intine; zuweilen verlaufen die Spalten der Exine so, dass hierbei isolirte Stücke derselben abfallen, entsprechend den Deckeln der Exine anderer Pollenkörner, z. B. von Cucurbita. — *III* in Iodchlorzinklösung, optischer Durchschnitt, *VI* in starker Kalilösung: *e* Exine, *i* Intine. — Die Spalten der Exine entstehen offenbar durch nachträgliche innere Differenzirung, ähnlich wie bei der Bildung der Elateren aus der sogen. Specialmutterzelle der Sporen von Equisetum (Vergl. II. Buch, Equiseten).

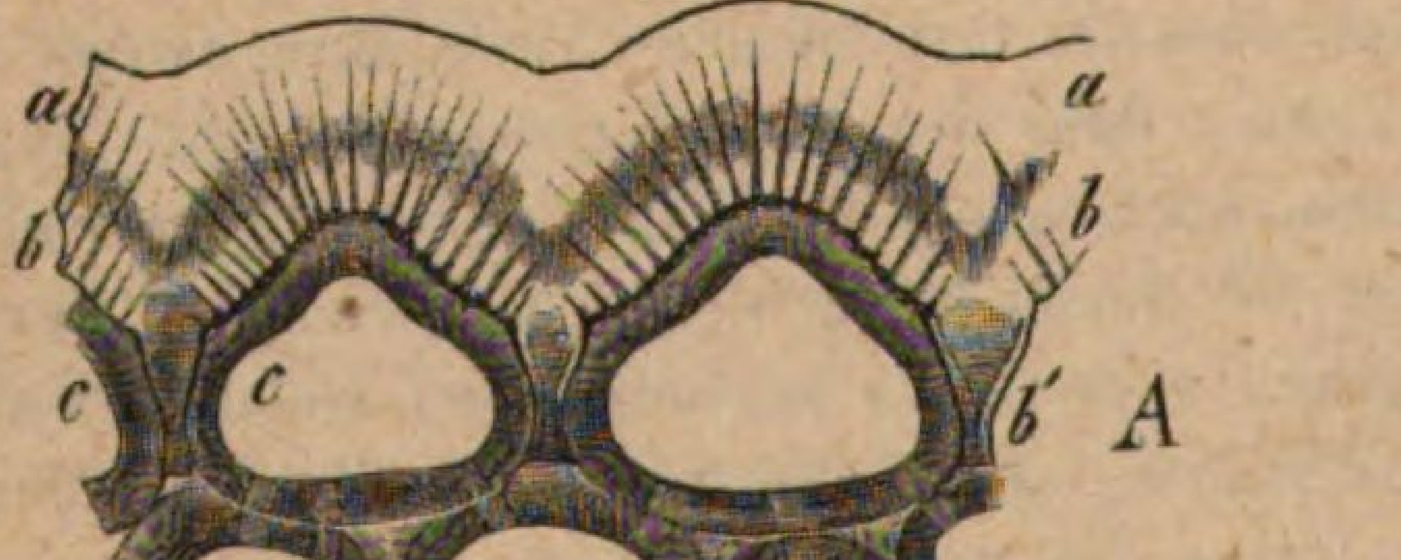


Fig. 39. Epidermis des Blattmittelnerven von Ilex aquifolium; *A* Querschnitt, *B* Flächenansicht von aussen (siehe den Text).

Ein Beispiel stark verholzter und in drei Schalen eingetheilter Zellwände findet man in den dunkelbraunwandigen Sclerenchymzellen, welche die festen Bänder zwischen den Gefässbündeln im Stamm von Pteris aquilina (Fig. 40) zusammensetzen. Die sehr dicke Wandung zwischen zwei Zellen enthält eine mittlere, harte, tiefbraun gefärbte Lamelle (*a*), auf diese folgt jederseits eine hellbraune, mehr hornartige Schale (*b*); sie umschliesst eine dritte ebenfalls hellbraune Schale. Durch Kochen in Salpetersäure mit chlorsaurem Kali wird die erste (*a*) aufgelöst, die Zellen daher isolirt (Vergl. Fig. 30), die beiden anderen Schalen der Wand (*b* u. *c*) bleiben bei dieser Mazeration erhalten, werden aber entfärbt; dabei zeigt sich die Schicht *c* zusammengesetzt aus einigen wasserreichen und wasserarmen Schichten (Fig. 30 *C*, *c*). Auch bei der Behandlung mit concen-

trirter Schwefelsäure verhalten sich die drei Schalen verschieden; *a* wird dunkelrothbraun und quillt nicht oder nur wenig auf; *b* quillt in radialer Richtung, wird dicker; *c* quillt in radialer, tangentialer und longitudinaler Richtung (Vergl. Fig. 40 *C*, *c* und *D*, *c*); an Querschnitten reisst *c* von *b* ab, und windet sich wurmartig (*C*), an Längsschnitten wird es wellig hin und hergebogen (*D*).

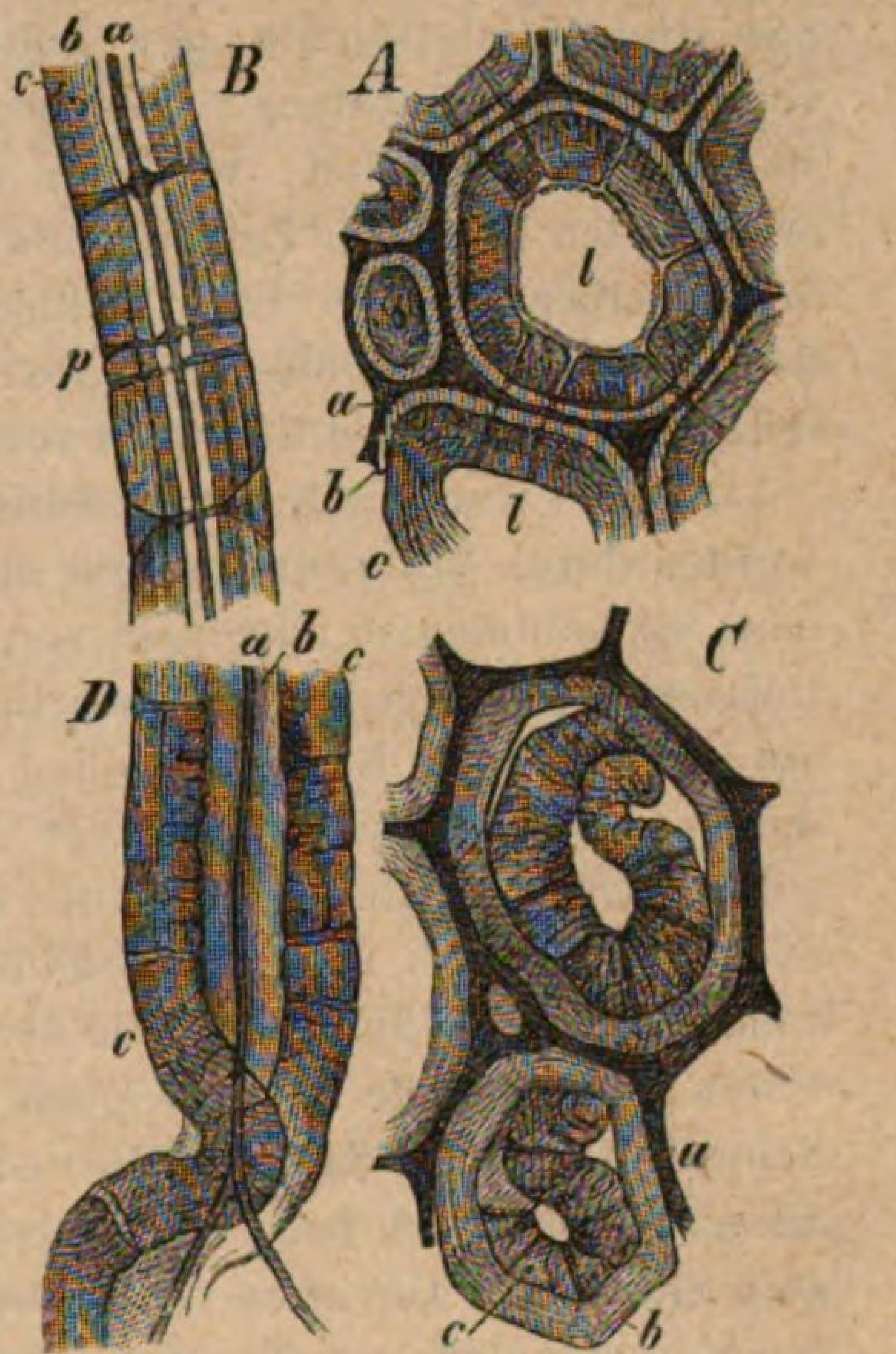


Fig. 40. Pteris aquilina, Structur des braunwandigen Sclerenchyms im Stamm (550). *A* frischer dünner Querschnitt, *B* die Längswand zwischen zwei Zellen, frisch (am unteren Ende ein gewundener Tüpfelcanal); *C* Querschnitt in concentr. Schwefelsäure, *D* Längsschnitt der Wandung in Schwefelsäure: *a* die mittlere Lamelle der Wand, *b* zweite Schale, *c* dritte, innere Schale der Haut; *p* Porencanäle, *l* Lumen der Zelle.

An den echten Holzzellen, z. B. bei Pinus sylvestris (Fig. 26 *A*) unterscheidet man ebenfalls gewöhnlich drei Schalen; eine mittlere (26 *A*, *m*), eine darauf folgende dickere (*z*), eine innere (*i*); die beiden ersteren färben sich mit Iodlösungen und mit Iod und Schwefelsäure gelb, die innerste mit dem letzten Reagens blau; *z* und *i* werden in concentrirter Schwefelsäure aufgelöst und die Mittellamelle *m* bleibt übrig; auch hier beruht die Isolirbarkeit der Zellen auf dem Umstand, dass die Mittellamelle *m* durch Kochen in Salpetersäure mit chlorsaurem Kali aufgelöst wird; die isolirten Zellen bestehen also nur noch aus den beiden inneren Schalen. —Bei vielen Holzzellen (Libriformfasern Sanio's) bilden innere Verdickungsschichten eine Schale von knorpeliger, gallertartiger Consistenz (so z. B. im Holz vieler Papilionaceen).

Wenn die äusseren Schichten von gewebeartig verbundenen Zellen gallertartig oder schleimig werden, so verwischt sich leicht die Grenzlinie derselben und es kann den Anschein gewinnen, als ob die von der inneren nicht verschleimten Schale umschlossenen Zellen in einer homogenen Gallert, als Grundmasse, eingebettet lägen; diese letztere ist es, welche früher vorzugsweise zu der Theorie der »Intercellularsubstanz« Anlass gab, worauf wir noch zurückkommen. Dieses Verhalten findet sich im Gewebe mancher Fucaceen, aber auch im Endosperm von Ceratonia Siliqua (Fig. 41); *cc* sind die ganz verschleimten und verschwommenen äusseren Zellhautschichten der Zellen *a*, deren innere Schicht als stark lichtbrechende Schale erscheint. Im trockenen Zustand ist die verschleimte Masse fast hornig, sie quillt in Wasser und Kalilösung stark auf; mit Iod und Schwefelsäure färbt sie sich nicht, die scharf begrenzte Schicht wird blau. — Auch an frei liegenden Zellen können zahlreiche Hautschichten eine schleimartige Schale bilden, die bei den Sporen von Pilularia (Fig. 35) und Marsilia besonders schön ausgebildet ist. In der Sporenfrucht dieser Pflanzen sind gewisse Parenchymmassen vorhanden, deren Zellhäute auf der Innenseite verschleimen; die verschleimten Massen sind trocken fest und hornig, nehmen aber so viel Wasser auf, dass sie ihr Volumen um das Mehrhundertfache steigern und die Fruchtschale sprengen (II. Buch, Rhizocarpeen).

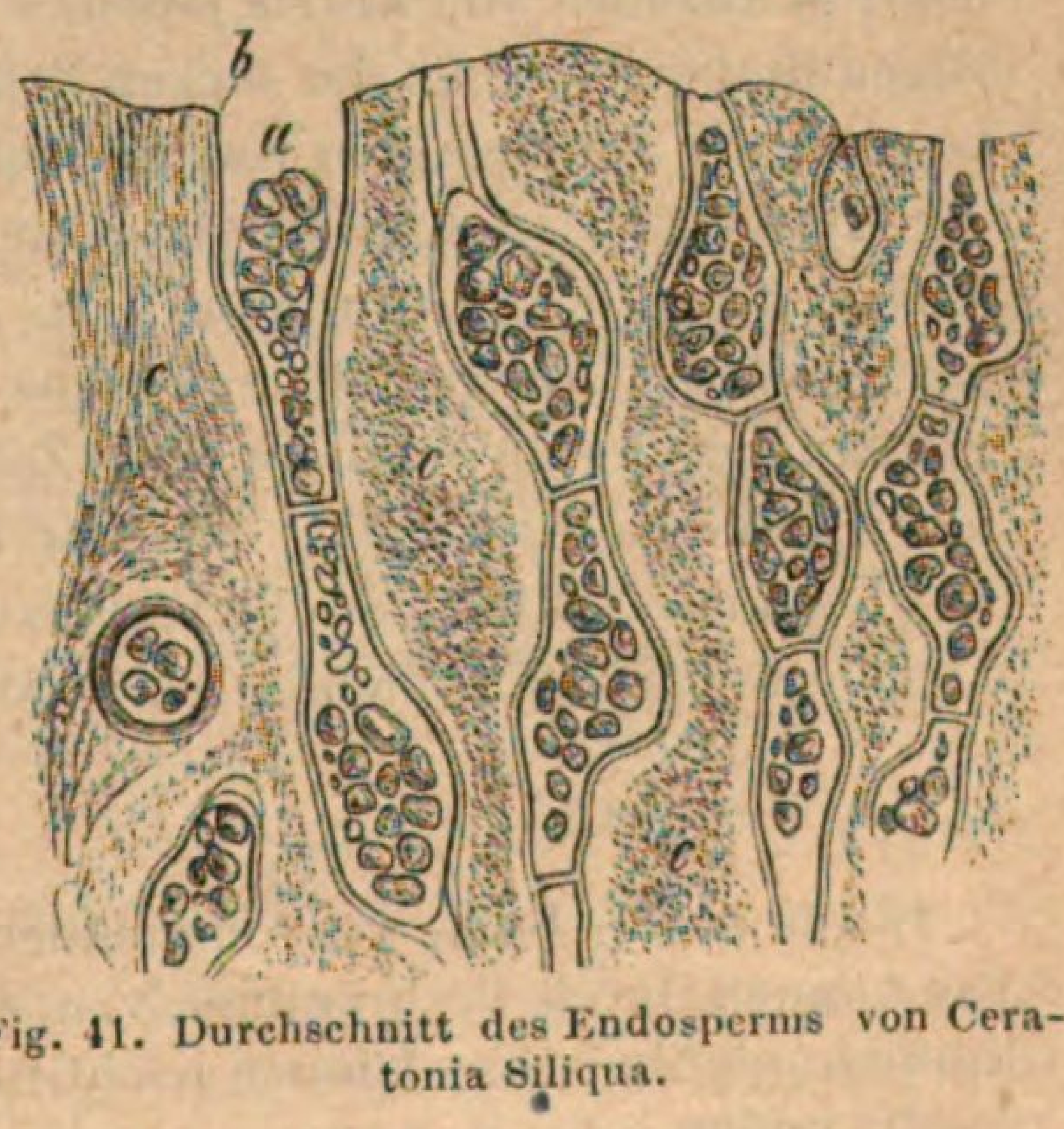


Fig. 41. Durchschnitt des Endosperms von Ceratonia Siliqua.

f) Unverbrennliche Einlagerungen kommen in jeder Zellhaut vor; Kalk und Kieselsäure lassen sich direct nachweisen, es ist aber kaum zweifelhaft, dass auch Kali, Natron, Magnesia, Eisen, Schwefelsäure u. a. in kleinen Mengen vorkommen. Mit dem Alter nimmt die Einlagerung von Kalksalzen und Kiesel zu. Die Einlagerung kann in zweierlei Art stattfinden; gewöhnlich geschieht es so, dass die kleinsten Theilchen der unverbrennlichen Substanz regelmässig zwischen die Moleküle der organischen Zellhautsubstanz eingelagert sind, was man daraus erkennt, dass nach dem Glühen die Asche in der organisirten Form der Zellhaut (als Skelet) zurückbleibt; ausserdem können aber Kalksalze in derselben Haut in Form zahlreicher sehr kleiner Krystalle enthalten sein; sie liegen dann in der Zellhautsubstanz selbst eingebettet, zuweilen in besonderen Wucherungen derselben, welche in den Zellraum vorspringen und als Cystolithen bezeichnet werden.

Skelete von in schwachen Säuren löslicher Substanz [1]) (gewöhnlich als Kalk betrachtet) werden durch Verbrennung sehr dünner Gewebeschichten auf Glas oder Platinblech gewonnen; sie kommen so allgemein vor, dass es unnöthig ist Beispiele anzuführen; von ganzen Gefässzellen erhielt ich bei Cucurbita Pepo schöne Kalkskelete. — Kieselskelete erhält man am häufigsten aus Epidermiszellen und den Diatomaceen; doch kommen auch im Innern der Gewebe verkieselte Häute vor (Blätter von Ficus Sycomorus, Fagus sylvatica, Quercus suber, Deutzia scabra, Phragmites communis, Ceratonia Siliqua, Magnolia grandiflora u. a. nach H. v. Mohl [2]). Die Verkieselung trifft gewöhnlich nicht die ganze Dicke der Zellhaut, sondern nur eine äussere Schale derselben, so bei Epidermiszellen die cuticularisirten Theile. Um schöne Skelete zu gewinnen ist es nöthig, die abgezogene Epidermis oder dünne Schnitte zuvor mit Salpetersäure oder Salzsäure auszulaugen und sie dann auf Platinblech zu verbrennen. Ich habe eine andere Methode noch viel bequemer gefunden; ich lege grössere Stücke des Gewebes (z. B. von Grasblättern, Equisetenstengeln u. s. w.) auf Platinblech in einen grossen Tropfen concentrirte Schwefelsäure und erhitze über der Flamme; die Säure wird sofort schwarz, es erfolgt eine heftige Gasbildung; man glüht so lange, bis nur die reine, weisse Asche übrig bleibt. Diess tritt hier sehr bald ein, während das Einäschern sonst meist sehr zeitraubend ist und oft keine ganz farblosen Skelete liefert.

Der Zellhaut eingelagerte Krystalle kommen nicht sehr häufig vor; zahlreich und schön ausgebildete von oxalsaurem (?) Kalk z. B. in den dickwandigen Zellen, welche im Holz von Welwitschia mirabilis zerstreut sind; als Drusen in der Wandsubstanz eigenthümlich gebildeter Markzellen von Kerria japonica und Ricinus communis [3]). Grössere einzelne Krystalle liegen in der Substanz der dicken Zellhaut der Bastzellen des Stammes von Acer pseudoplatanus [4]), der Samenschale von Magnolia obovata. An diese Vorkommnisse schliessen sich die Cystolithen an, welche besonders in den Epidermiszellen der Urticeenblätter (Ficus, Morus, Broussonetia, Humulus u. a.) in Epidermis und innerem Gewebe mehrerer Justicien vorkommen. Aus der Mitte der Aussenwand der Epidermiszellen wächst eine locale Zellhautwucherung in's Innere des Zellraumes hinein; im fertigen Zustand stellt dieselbe einen keuligen Körper dar, welcher mit dünnem Stiel der Zellhaut ansitzt. Dieser Körper ist gleich der Zellhaut geschichtet; zwischen (?) den Schichten lagern sich Drusen von sehr kleinen Krystallen kohlensauren Kalkes ab [5]).

1) Die in der Asche vorkommenden Salze sind z. Th. Verbrennungsproducte. Kohlensaure Salze können durch Verbrennung von pflanzensauren Salzen entstanden sein. Da eine starke Glühhitze nöthig ist, so können leicht flüchtige Chloride (Kochsalz, Chlorkalium) aus der Asche verschwunden sein; u. s. w.

2) H. v. Mohl: über das Kieselskelett lebender Pflanzenzellen in: Botan. Zeitung 1861. Nr. 30 ff.

3) Rosanoff: in Botan. Zeitung 1865. p. 329.

4) Nach Millardet s. Hofmeister, Handbuch. I p. 246.

5) Hofmeister l. c. p. 180.

§ 5. **Protoplasma und Zellkern.** Das Protoplasma ist immer ein Gemenge von (wahrscheinlich verschiedenen) Eiweissstoffen mit Wasser und geringen Quantitäten unverbrennlicher Stoffe (Asche). In den meisten Fällen enthält es, wie man aus physiologischen Gründen schliessen darf, noch beträchtliche Mengen anderer organischer Verbindungen, die wahrscheinlich den Reihen der Kohlehydrate und Fette angehören. Diese Beimengungen sind in unsichtbarer Form in seiner Masse vertheilt, nicht selten aber schliesst es sichtbare körnige Bildungen von Stärke und Fetten ein, die aber eher oder später verschwinden, oder sich mehren können. Sehr gewöhnlich ist das lebhaft vegetirende Protoplasma, welches an und für sich farblos und hyalin ist, durch zahlreiche kleine Körnchen getrübt, die wahrscheinlich aus kleinen Fetttröpfchen bestehen. — Das Protoplasma, wie es gewöhnlich vorgefunden wird, darf daher als wirkliches Protoplasma mit wechselnden Beimengungen verschiedener bildungsfähiger Stoffe betrachtet werden. — Die Consistenz des Protoplasmas ist in verschiedenen Fällen und bei demselben Protoplasmakörper zu verschiedenen Zeiten sehr variabel. Häufig erscheint es als eine weiche, plastische, zähe, unelastische, sehr dehnsame Masse; in andern Fällen ist es mehr gallertartig, zuweilen steif, brüchig (in Keimen ruhender Samen), sehr häufig aber macht es den Eindruck einer Flüssigkeit. Alle diese Zustände rühren wesentlich von der Quantität des aufgenommenen Wassers her. So gross aber auch die Wassermenge und dem entsprechend die Aehnlichkeit mit einer Flüssigkeit sein mag, so ist das Protoplasma doch niemals eine Flüssigkeit, selbst die gewöhnlichen teigigen, schleimigen, gallertartigen Zustände anderer Körper können mit ihm nur ganz äusserlich verglichen werden. Denn das lebende und lebensfähige Protoplasma ist mit inneren Kräften und dem entsprechend mit einer inneren und äusseren Veränderlichkeit ausgestattet, welche jedem anderen bekannten Gebilde fehlen; die in ihm thätigen Molecularkräfte können nicht ohne Weiteres mit denen irgend einer anderen Substanz verglichen werden. [1]) Die Fähigkeit des Protoplasmas, durch in ihm selbst frei werdende Kräfte bestimmte äussere Formen anzunehmen und diese zu verändern, so wie seine Fähigkeit, chemisch und physikalisch verschiedene Substanzen nach bestimmten Gesetzen abzuscheiden, ist die nächste Ursache der Zellbildung und jedes organisatorischen Vorgangs.

Das in Lebensthätigkeit begriffene, meist wasserreiche Protoplasma zeigt einerseits eine innere Differenzirung seiner Substanz in Schichten und Portionen von verschiedener Consistenz und chemischer Beschaffenheit; anderseits nimmt es bestimmte Gestalten an, es umgrenzt sich mit Flächen von bestimmter, meist sehr veränderlicher Form.

Die innere Differenzirung des Protoplasmas macht sich ganz allgemein dadurch geltend, dass eine äussere, hyaline, wie es scheint festere, meist sehr dünne Schicht sich von der inneren Masse absondert, doch so, dass beide in innigster Continuität bleiben. Jede Portion eines Protoplasmakörpers umgiebt sich, wenn sie isolirt wird, sofort mit einer solchen »Hautschicht«. Ebenso allgemein ist es, dass im Innern sich ein Quantum des flüssigen Saftes, der seine Substanz überall durchtränkt, in Form von Tropfen (Vacuolen) aussondert; ist das Protoplasma in einer wachsenden Zelle enthalten, so vergrössern sich diese Vacuolen in dem Maasse,

1) Weiteres hierüber siehe im III. Buch und in meinem Handbuch der Experimentalphysiol. § 116.

wie die Zelle wächst, und der Protoplasmakörper wird zu einem mit Wasser erfüllten Sacke. Eine der häufigsten inneren Differenzirungen des jungen, sich als besonderes Individuum constituirenden Protoplasmakörpers macht sich durch die Bildung des Zellkernes bemerklich. Die Substanz desselben ist anfänglich mit der übrigen Protoplasmasubstanz gemengt, und seine Bildung ist wesentlich nichts anderes, als die Ansammlung gewisser Protoplasmatheilchen um ein Centrum, welches meist auch das Centrum des ganzen Protoplasmakörpers ist. Einmal vorhanden, kann der Zellkern (dessen chemische Beschaffenheit, soweit die Beobachtungen reichen, der des Protoplasmas überhaupt sehr nahe steht), sich schärfer abgrenzen, er kann selbst eine »Hautschicht« bilden, auch in ihm können Vacuolen und körnige Bildungen (die Kernkörperchen) sich aussondern. Der Zellkern bleibt aber immer ein Theil des Protoplasmakörpers; er ist ihm immer eingebettet; sehr häufig löst er sich nach kurzem Bestande im Protoplasma wieder auf, d. h. seine Substanz vermengt sich mit diesem (z. B. bei Zellen, die sich rasch nacheinander mehrmals theilen; in den Schläuchen der Characeen verschwindet der Kern für immer, wenn die Strömung des Protoplasmas beginnt). — Eine ebenfalls sehr häufige Differenzirung der Substanz des Protoplasmas besteht darin, dass sich einzelne Portionen desselben, unter Abgrenzung in bestimmter Form, grün färben und die Chlorophyllgebilde darstellen, die gleich dem Zellkern nicht nur aus dem Protoplasma entstehen, sondern auch immer als Theile des Protoplasmakörpers fortbestehen. Da sie indessen eine eingehendere Betrachtung erfordern, so sollen sie hier nur erwähnt sein; der folgende § ist ihnen speciell gewidmet.

Die äussere Gestaltung des Protoplasmas zu einem bestimmt geformten Körper kann auf zwei Fälle zurückgeführt werden: entweder streben die einzelnen kleinsten Theile desselben, sich concentrisch um einen gemeinsamen Mittelpunct zu gruppiren und Kugelform anzunehmen, oder aber es findet eine innere Bewegung statt, welche dahin führt, den Protoplasmakörper nach irgend einer Richtung hin zu verlängern, die centripetale Anordnung aufzuheben. Jenes tritt im Allgemeinen bei der Bildung neuer Zellen, dieses bei dem Wachsthum derselben ein.

Sowohl die inneren Differenzirungen als die Vorgänge, welche zur äusseren Gestaltung des Protoplasmakörpers führen, beruhen auf den Bewegungen seiner kleinsten Theile. Gewöhnlich sind diese Bewegungen so langsam, dass sie selbst bei starken Vergrösserungen nicht unmittelbar wahrgenommen werden; nicht selten aber zeigt das Protoplasma raschere Bewegungen, die unter dem Mikroskop bei sehr starker Vergrösserung sogar rapid erscheinen können. Auch sie beruhen auf der Umlagerung der kleinsten Theilchen. Es mögen dabei drei Fälle unterschieden werden, die inneren Verschiebungen können zur wesentlichen Veränderung des Gesammtumrisses des ganzen Protoplasmakörpers führen und zugleich eine Locomotion desselben bedingen: diess kann als amöbenartige Bewegung bezeichnet werden (Myxoamöben und Plasmodien); oder der Gesammtumriss bleibt unverändert, aber es findet eine Ortsbewegung statt, vermöge sehr kleiner beweglicher Anhängsel (Cilien), welche wahrscheinlich auch aus Protoplasma bestehen (Schwärmsporen der Algen und Pilze und die Spermatozoiden); endlich können einzelne Partien eines safthaltigen Protoplasmakörpers, dessen äussere, sackartige Schicht innerhalb einer Zellhaut in Ruhe (?) bleibt, sich strömend bewegen; dabei ist die Strömung entweder beständig nach einer Seite hin

gerichtet und die beweglichen Theile beschreiben geschlossene Curven (»Rotation«), oder die beweglichen Massen sind unregelmässig netzartig im Zellsaft vertheilt und ihre beweglichen Moleküle können bald hier- bald dorthin gleiten (»Circulation«).

a) Wir lassen hier einstweilen die Ursachen und Bedingungen aller dieser Bewegungen auf sich beruhen und betrachten ihre Wirkungen nur insofern, als sie zu bestimmten Gestaltverhältnissen hinführen; ebenso werden die chemischen Veränderungen des Protoplasmas erst in der Physiologie (III. Buch) erörtert werden; nur einige Reactionen, durch welche die Protoplasmasubstanz von anderen Zellentheilen unterschieden werden kann, sind hier schon zu nennen. Dasselbe zeigt zweierlei Zustände, die man als den lebenden und todten unterscheiden darf; der erstere wird durch die verschiedensten chemischen und mechanischen Eingriffe in den letzteren übergeführt; die Reactionen des lebenden Protoplasmas gegen chemische Reagentien sind wesentlich andere, als die des todten, was allerdings nur dann wahrzunehmen ist, wenn die Reagentien nicht momentan auch die Tödtung herbeiführen. Lösungen verschiedener Farbstoffe, z. B. wässerige Lösungen von Blüthenfarben und Fruchtsäften, besonders auch schwach essigsaures Cochenillextract vermögen das lebende Protoplasma nicht zu färben;[1]) ist dieses aber vorher getödtet oder wird es durch dauernden Einfluss dieser Reagentien selbst seines lebensfähigen Zustandes beraubt, so nimmt es verhältnissmässig noch mehr Farbstoff als Lösungsmittel in sich auf; die ganze Substanz färbt sich viel intensiver als die dargebotene Lösung; ähnlich wirken Auflösungen von Iod in Wasser, in Alkohol, in Iodkalium und Glycerin; sie bewirken sämmtlich eine gelbe bis braune Färbung des Protoplasmas, welche gesättigter ist, als die der Lösung selbst. — Wird Protoplasma zuerst mit Salpetersäure behandelt, der Ueberschuss dieser durch Wasser entfernt und Kalilösung zugesetzt, so färbt es sich tief gelb; mit einer Lösung von Kupfervitriol durchtränkt und dann mit Kali behandelt, wird es schön dunkelviolett. — Wasserarmes Protoplasma mit viel concentrirter englischer Schwefelsäure behandelt, färbt es schön rosenroth, ohne anfangs seine Form zu verändern; später schwindet diese Farbe sammt der Form, es zerfliesst. — Verdünnte Kalilösung (zuweilen auch Ammoniakflüssigkeit) lösen das Protoplasma auf oder zerstören wenigstens seine Form und machen es homogen durchsichtig. Lässt man dagegen Zellen mit charakteristisch geformtem Protoplasma in einer concentrirten Kalilösung liegen, so erhält sich die Form selbst wochenlang, es zerfliesst aber sofort auf Zusatz von Wasser. — Alle diese Reagentien sind in ihrer Gesammtheit zugleich charakteristisch für die echten Eiweissstoffe, wie Caseïn, Fibrin, Albumin, und man ist eben desshalb berechtigt anzunehmen, dass derartige Stoffe immer im Protoplasma enthalten sind. — Wenn in saftreichen Zellen der Protoplasmasack sehr dünn wird, so gewinnt er eine grössere Resistenz, er widersteht den genannten Lösungsmitteln mehr oder minder lange. — Auch in anderer Beziehung verhält sich das Protoplasma den Eiweissstoffen gleich; durch Erwärmung wasserreichen Protoplasmas auf mehr als 50° C. wird es getödtet, trüb, starr, es macht den Eindruck der Gerinnung; ähnlich wirken Alkohol, verdünnte Mineralsäuren. — Gegen alle Färbungs-, Lösungs-, Gerinnungsmittel verhält sich der Kern dem wasserreichen, lebenskräftigen Protoplasma gleich, oder er zeigt sich empfindlicher als dieses, zumal in jungen Zellen; in älteren kann er wohl auch resistenter sein.

Allen protoplasmatischen Gebilden liegt wahrscheinlich eine Substanz zu Grunde, welche farblos, homogen, ohne sichtbare Körnchen ist; sie allein sollte vielleicht den Namen Protoplasma führen oder doch als Grundsubstanz des Protoplasmas unterschieden werden. Die feinen Körnchen, welche ihr so oft beigemengt sind, und die Manche für etwas Wesentliches hielten, sind wahrscheinlich feinzertheilte assimilirte Nahrungsstoffe, welche im Protoplasma

1) Dem entsprechend ist auch in lebenden Zellen mit farbigem Saft das Protoplasma und der Kern ungefärbt; in anderen Fällen ist dagegen das Protoplasma durch einen in Wasser löslichen Farbstoff tingirt, der sich nicht im Zellsaft vorfindet (Florideen, Blüthen von Compositen, letzteres nach Askenasy).

eine weitere chemische Umsetzung finden; von jenen feinsten und feinen Körnchen bis zu den grösseren und grössten, welche deutlich als Fett und Stärke zu erkennen sind, giebt es alle Uebergänge. Homogenes, körnchenfreies Protoplasma findet man in den Cotyledonen ruhender Keime von Helianthus, in den Primordialblättern derer von Phaseolus; aus ihm bildet sich später Chlorophyll; hier ist das Protoplasma sehr wasserarm; aber auch das höchst wasserreiche rotirende in den Zellen von Vallisneria ist körnchenfrei, nur Zellkern und Chlorophyllkörner sind in ihm zu erkennen; bei der Entwickelung der Sporen von Equisetum (Fig. 10) sondern sich die feineren Körnchen wiederholt von dem homogenen Protoplasma, um sich in ihm wieder zu vertheilen. In manchen Fällen ist es aber mit kör-

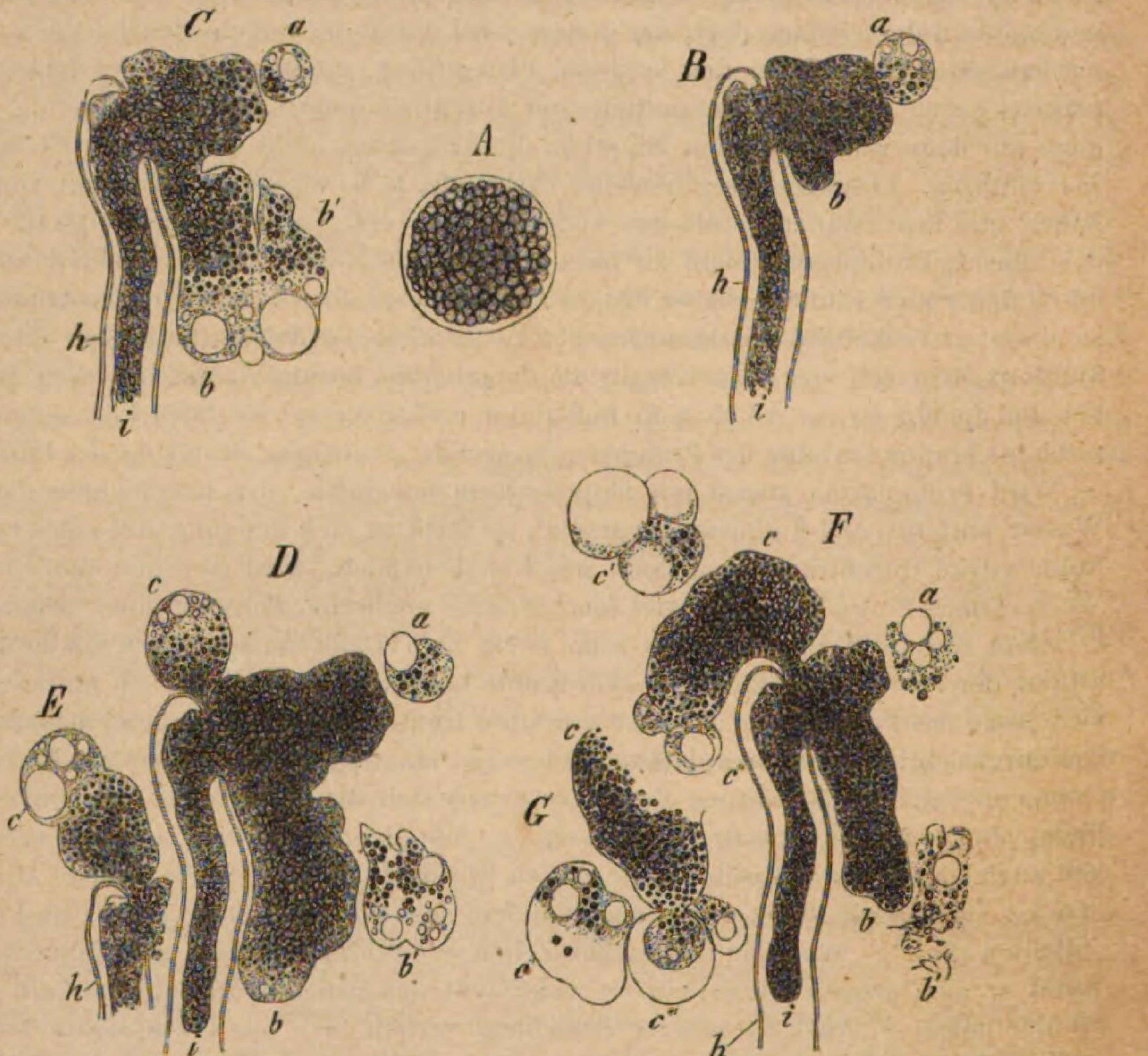


Fig. 12. *B* bis *G* Protoplasma aus einem verletzten Schlauch von Vaucheria terrestris langsam in Wasser austretend in verschiedenen aufeinanderfolgenden Zuständen, in Zwischenräumen von etwa 5 Minuten. *h* die Zellhaut des zerrissenen Schlauches; *i* der noch im Schlauch befindliche Theil des Protoplasmas; *a* in *B*, *C*, *D*, *F* eine sich abtrennende Protoplasmakugel, vacuolenbildend, dann zerfliessend (in *F*); *b* ein Zweig des Protoplasmas, der die Masse *b'* absondert, diese in *D* isolirt, in *F* zerflossen; *c* und *c'* verhält sich ähnlich; *G* zeigt die weiteren Veränderungen des Theiles *c''* in *F*. — *A* ein frisch ausgetretener Protoplasmaklumpen, sphärisch gerundet, die Chlorophyllkörner liegen sämmtlich innen, hyalines Protoplasma umhüllt das Ganze als Hautschicht.

nigen und gefärbten Stoffen so überladen, dass man die farblose, hyaline Grundsubstanz nicht mehr unterscheidet, so z. B. bei den Eiern von Fucus (Fig. 2), den Zygosporen der Spirogyren (Fig. 6), bei vielen Sporen und Pollenkörnern. In den Reservestoffbehältern trockener Samen (Cotyledonen, Endosperm) ist das Protoplasma oft selbst in kleine rundliche Körner zusammengezogen, zwischen denen die Stärkekörner, Fettkörner, Oeltropfen liegen; dieser Zustand des Protoplasmas wird weiter unten noch berührt werden.

b) Hautschicht, Vacuolen. Nackte Protoplasmakörper, wie die Plasmodien der Myxomyceten, manche Schwärmsporen, z. B. die von Vaucheria, lassen die »Hautschicht«

bei hinreichender Vergrösserung als hyalinen Saum erkennen; bei den Schwärmsporen von Vaucheria ist dieser im optischen Durchschnitt deutlich radial gestreift, ähnlich wie manche Zellhäute; dasselbe fand Hofmeister (Handbuch I, p. 25) bei Plasmodien von Aethalium. Wahrscheinlich ist diese Hautschicht nichts anderes als die reine, körnchenfreie Grundsubstanz des Protoplasmas selbst, die auch den ganzen Körper darstellt, nur dass die weiter nach innen liegenden Partien mit Körnchen und Körnern durchsetzt sind; es folgt diess daraus, dass bei den amöbenartigen Bewegungen der Plasmodien die neuen Ausläufer immer zuerst von der Hautschicht allein dargestellt werden; erst wenn sie an Masse zunehmen, tritt die innere körnige Substanz in sie ein; noch deutlicher tritt dies bei dem aus verletzten Vaucheriaschläuchen in Wasser austretenden Protoplasmamassen hervor, die oft sofort zu Kugeln sich abrunden, nicht selten aber die amöbenartige Bewegung der Plasmodien selbst $1/2$—1 Stunde lang zeigen (Fig. 42). Diese Deutung der Hautschicht hindert keineswegs, dass sie dichter ist als die innere, mehr wasserreiche Substanz. Dass die Cohäsion in jedem Protoplasmakörper von aussen nach innen abnimmt, folgt aus der leichtern Beweglichkeit der innern Masse, was zumal bei den Plasmodien hervortritt, aber auch aus der Bildung der Vacuolen, die offenbar darauf beruht, dass ein Theil des im Protoplasma vorhandenen Wassers sich an inneren Puncten sammelt und hier endlich Tropfen bildet, was eine Ueberwindung der Cohäsion an diesen Puncten voraussetzt. — Ist das Protoplasma nicht in einer Zellhaut eingeschlossen, so pflegen die Vacuolen klein und nicht zahlreich zu sein; bildet es dagegen eine Zellhaut und wächst die Zelle stark, so geschieht dies immer mit einer steten Vermehrung und Vergrösserung der Vacuolen (Fig. 1); nicht selten führt dies zu einem schaumartigen Zustand des Protoplasmas, wo die Vacuolen nur durch dünne Protoplasmalamellen noch getrennt sind (Fig. 43 *A*); in anderen Fällen aber zertheilt sich die innere Protoplasmamasse einer Zelle in kleinere Portionen, deren jede eine grosse Vacuole einschliesst, die von einer dünnen Protoplasmahaut umgeben ist (Fig. 43 *B*, *b*); es sind dies die so häufig vorkommenden »Saftbläschen«, die zuweilen eine weitere Entwickelung zeigen, Chlorophyll- und andere Körner umschliessen und so Zellen ähnlich werden (nicht selten im Fleisch beerenartiger Früchte, in Geweben mit schleimigen Säften). — Wenn die stark wachsende Zelle kein neues Protoplasma bildet, d. h. wenn ihr Protoplasmakörper nicht entsprechend ernährt wird, so tritt in dem Maasse, als der Umfang der Zelle zunimmt, die Saftmasse sich vermehrt, die Quantität des Protoplasmas zurück und nicht selten bildet es einen direct nicht sichtbaren dünnen Sack, der zwischen Zellhaut und Zellsaft liegt, jene wie eine dünne Tapete auskleidend; erst durch wasserentziehende Mittel, welche den Protoplasmasack (Primordialschlauch Mohl's) durch Contraction desselben von der Zellhaut ablösen, wird er sichtbar (Fig. 43 *C*, *p*). Die Bedeutung dieses dünnwandigen Protoplasmasackes, sein Zustandekommen durch Vermehrung und Vergrösserung der Vacuolen in einem anfangs soliden Protoplasmakörper, kann dem Leser nach allem in §. 1, 2 und 3, so wie nach Vergleichung von Fig. 1

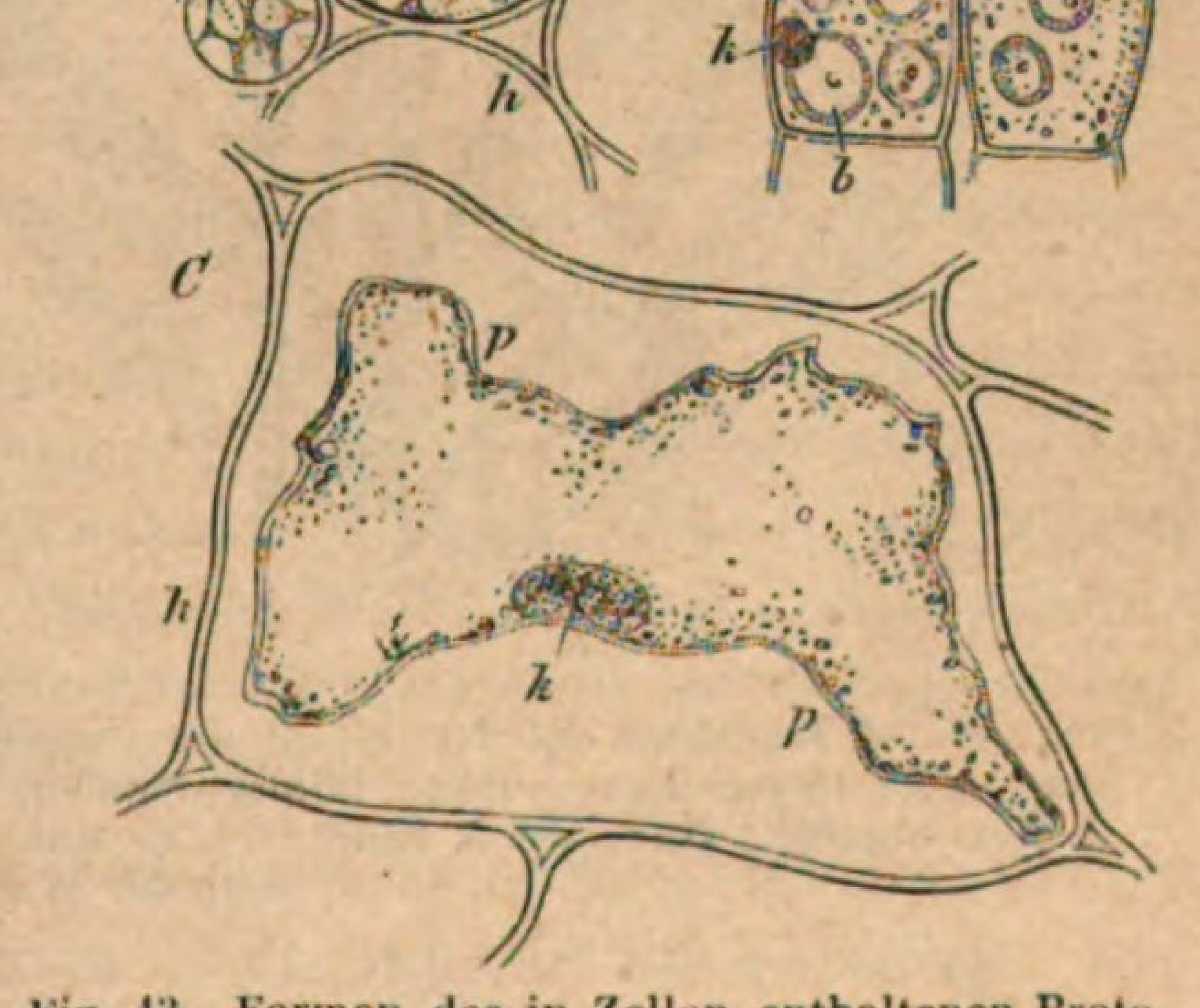


Fig. 43. Formen des in Zellen enthaltenen Protoplasmas. *A* und *B* von Zea Mais; *A* Zellen aus der ersten Blattscheide einer Keimpflanze, *B* aus dem ersten Internodium derselben. *C* aus der Knolle von Helianthus tuberosus, nach Einwirkung von Iod und verdünnter Schwefelsäure. — *h* Zellhaut, *k* Zellkern, *p* Protoplasma.

mit Fig. 43 nicht mehr zweifelhaft sein. In jüngeren Zellen, wo das Protoplasma noch eine dickere Schicht bildet oder wo es ein von Vacuolen durchsetztes Netz darstellt, scheint seine Substanz, vielleicht mit Ausnahme der äussersten an der Zellhaut liegenden Schicht, immer in »strömender« Bewegung begriffen zu sein, die aber gewöhnlich sehr langsam ist. Bei vielen ausgewachsenen und grossen Zellen wird dieser Zustand sozusagen permanent, wenn sie nicht zur Aufspeicherung assimilirter Stoffe dienen und der Protoplasmakörper hinreichend ernährt wird, um bei der Ausdehnung der Zelle nicht auf eine blosse dünne Haut herabzusinken. Zieht sich die ganze Protoplasmamasse an die Wand zurück, eine einzige grosse Vacuole (den Saftraum der Zelle) einschliessend, so können die Protoplasmatheilchen sämmtlich nach einer Richtung hingleitend, einen continuirlichen breiten, die Zelle umkreisenden Strom bilden (Rotation), der immer so gerichtet ist, dass er den längsten Weg um

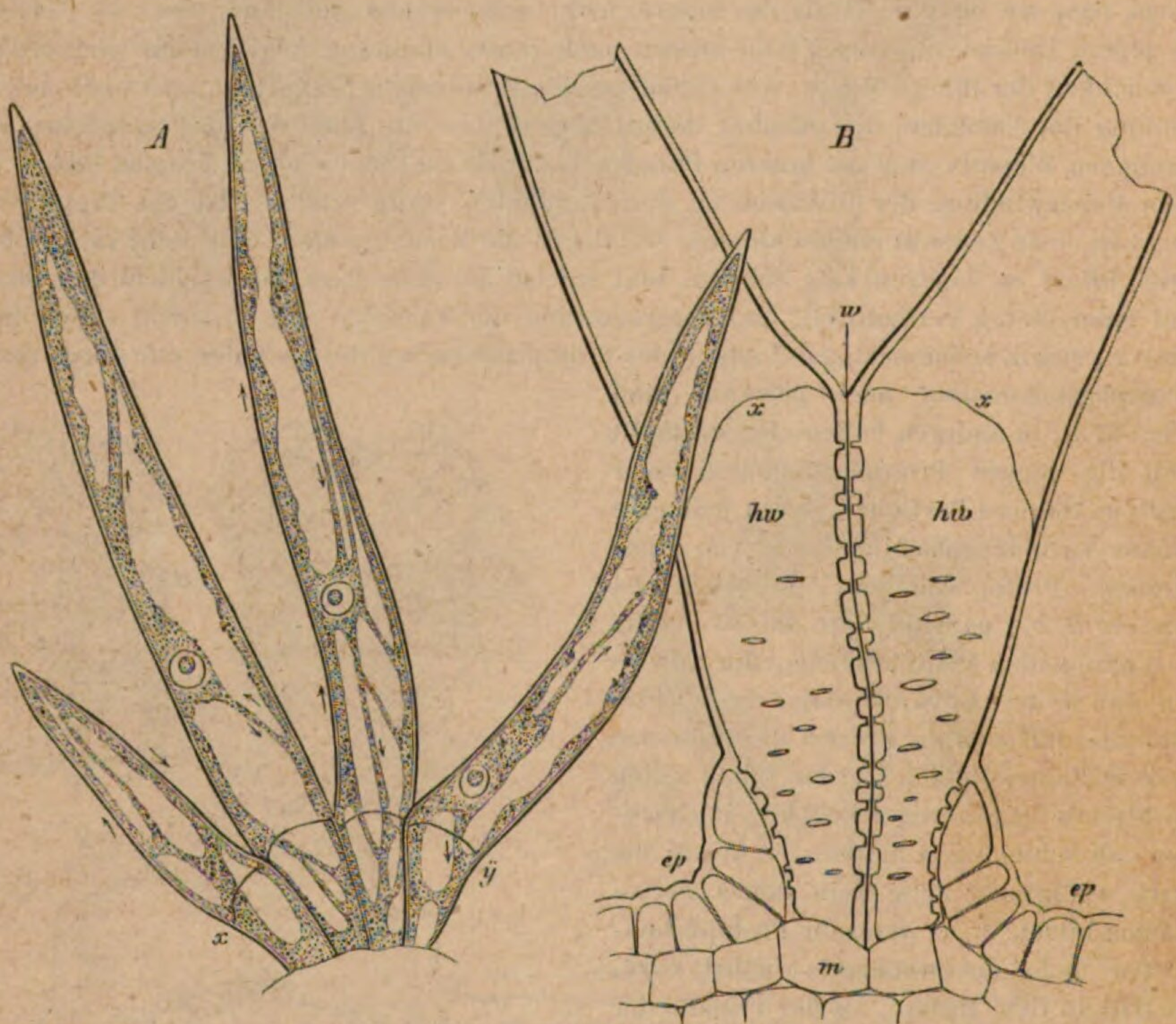


Fig. 44. *A* Sternhaar auf dem Kelch der jungen Blüthenknospe von Althaea rosea; am Protoplasmasack jeder Zelle liegen dickere Protoplasmaportionen, welche in strömender Bewegung (durch die Pfeile angedeutet) begriffen sind. — *B* Epidermis *ep* mit dem Basalstück eines ausgewachsenen Sternhaares, den Bau der Wandung zeigend (550).

den Zellraum beschreibt (Nägeli); Beispiele finden sich bei den Characeen, bei vielen anderen untergetauchten Wasserpflanzen, wie Vallisneria, Ceratophyllum, Hydrilleen, Wurzelhaare von Hydrocharis, der kugelige Zellkern, wenn er noch vorhanden ist (bei den Characeen verschwindet er bald), wird von der Strömung mit fortgeführt. Der einen grossen Saftraum umschliessende Protoplasmakörper kann aber auch netzartig vertheilte, leistenförmige Hervorragungen besitzen, deren Substanz nach verschiedenen Richtungen hin strömt; hierbei kann der Zellkern ruhig liegen und gewissermassen das Centrum der Bewegung bilden, oder er wird mit fortgeführt; derartige Fälle finden sich in den Haaren der Landpflanzen häufig genug (Brennhaare von Urtica urens, Sternhaare von Althaea rosea); die strömenden

Protoplasmastränge können aber auch den Saftraum der Zelle durchsetzen, nicht selten (z. B. Spirogyra, Haare von Cucurbita) ist der Zellkern alsdann in der Mitte desselben gelegen und von einem Protoplasmaklumpen umhüllt; die Stromfäden verbinden diesen mit dem die Zellhaut auskleidenden Protoplasmasack. Die Richtung dieser Stromfäden kann wechseln, einzelne können schwinden, andere treten hervor, selbst innerhalb der Substanz eines dünnen Stranges können die kleinsten sichtbaren Theilchen sich nach entgegengesetzten Richtungen bewegen. Auch in diesem Fall kann der Zellkern durch die Strömungen nach und nach seinen Ort in der Zelle wechseln (Staubfadenhaare von Tradescantia). — Diese Erscheinungen der Circulation des Protoplasmas sind nicht wesentlich verschieden von denen der Rotation und selbst die amöbenartigen Bewegungen der Plasmodien sind nur durch die Anordnung der beweglichen und ruhenden Theile hiervon verschieden. Da es sich indessen hier nicht um das einheitliche Princip der Bewegungen, sondern um ihre verschiedenen Erscheinungsweisen handelt, so mussten einige der charakteristischen Formen hervorgehoben werden. Ueber die wahrscheinliche Zurückführbarkeit der Bewegung der Schwärmsporen auf die hier berührten Vorgänge vergl. III. Buch und Hofmeister, Handbuch I).

c) Der Zellkern. Dass sich der Zellkern, der den Muscineen und Gefässpflanzen niemals, bei Thallophyten aber öfter fehlt, als ein Differenzirungsproduct des Protoplasmas darstellt, d. h. als ein geformter Theil des Protoplasmas selbst betrachtet werden muss, geht nicht nur aus seinem chemischen Verhalten (s. oben unter a), sondern auch aus seiner Betheiligung an den Vorgängen der Zellbildung (vergl. § 3) zur Genüge hervor und braucht hier nicht mehr besonders bewiesen zu werden. Dagegen ist hervorzuheben, dass er, einmal gebildet, einen charakteristisch geformten Theil der Zelle darstellt, der bis zu einem gewissen Grade seine eigene Entwickelung besitzt. Anfangs ist der Kern immer ein homogener rundlicher Körper von protoplasmatischer Substanz; später wird seine Oberfläche fester, ohne dass sie indessen als besondere Haut sich darstellt; im Inneren treten neben kleinen punctförmigen Körnchen, oft neben Vacuolen, gewöhnlich 1—2, zuweilen mehr grössere Körnchen auf, die sogen. Kernkörperchen, die aber nicht selten ganz fehlen. Die Kernkörperchen sind wahrscheinlich immer aus einer dichteren protoplasmatischen Masse gebildet. Meist erlangt der Zellkern bei seiner Entstehung in der jungen Zelle schon seine bleibende Grösse, oder doch nahezu, sein Wachsthum ist niemals dem der Zelle selbst proportional; in jungen Gewebezellen (Fig. 1) nimmt er meist einen grossen Theil des Zellraumes ein, in ausgewachsenen ist seine Masse gegen die der ganzen Zelle verschwindend klein. Gewöhnlich bleibt seine weitere Ausbildung auch bei der schärferen Umgrenzung durch eine festere Aussenschicht, der Bildung von kleinen Vacuolen und Kernkörperchen stehen; nur selten wächst er längere Zeit, es sammelt sich mehr Vacuolenflüssigkeit im Inneren; seine Substanz kann schaumig werden und es kommt sogar vor, dass dieselbe strömend sich bewegt, im Inneren der festeren Hüllschicht sich eine Circulation wie in einer Zelle herstellt.[1]) Der Zellkern bleibt immer der Substanz des Protoplasmas eingebettet, er schwimmt niemals im Zellsaft, diesen unmittelbar berührend; auch dadurch giebt sich seine oben genannte Beziehung zum Protoplasma zu erkennen.

§ 6. Die Chlorophyllkörper und ähnliche protoplasmatische Gebilde. Der im Pflanzenreich so allgemein verbreitete grüne Farbstoff, das Chlorophyll, ist immer an bestimmt geformte Theile des Protoplasmakörpers der betreffenden Zellen gebunden; diese grüngefärbten Protoplasmaportionen können im Gegensatze zu dem Farbstoff selbst, durch den sie tingirt sind, als Chlorophyllkörper bezeichnet werden. Jeder Chlorophyllkörper besteht demnach aus min–

1) In jungen Haaren von Hyoscyamus niger nach A. Weiss in Sitzungsber. der kais. Akad. der Wiss. Wien 1866, Bd. LIV, Juliheft.

destens zwei Stoffen, dem Farbstoff und dem protoplasmatischen Träger desselben; wird jener durch Alkohol, Aether, Chloroform, Benzin, ätherische oder fette Oele ausgezogen, so bleibt dieser farblos zurück. Der Farbstoff selbst ist in jedem Chlorophyllkörper nur in verschwindend kleiner Menge enthalten, nach seiner Entfernung behält die protoplasmatische Grundmasse nicht nur ihre Form, sondern auch ihr früheres Volumen. Die letztere ist immer ein solider, weicher, höchstens kleine Vacuolen enthaltender Körper, in welchem der Farbstoff überall (zuweilen ungleichförmig) verbreitet ist.

Die Chlorophyllkörper entstehen in den jungen Zellen durch Sonderung des Protoplasmas in farblose und in ergrünende, sich scharf abgrenzende Portionen. Der Vorgang kann so aufgefasst werden, dass in dem anfangs homogenen Protoplasma kleinste Theilchen von etwas verschiedener Natur verbreitet sind oder erst entstehen, die sich dann an bestimmten Stellen sammeln und als gesonderte Massen auftreten. Die so entstandenen Chlorophyllkörper bleiben dem farblosen Protoplasma immer eingebettet, ähnlich wie der Zellkern, niemals stehen sie in unmittelbarer Berührung mit dem Zellsaft, sie sind vielmehr allseitig von dem farblosen Protoplasma umhüllt. Die chemischen und physikalischen Eigenschaften lassen bestimmt erkennen, dass ihre farblose Grundsubstanz ein dem Protoplasma durchaus ähnlicher Körper ist. Dem entsprechend betragen sich auch die Chlorophyllkörper immer als integrirende Theile des Protoplasmas, was zumal bei der Theilung chlorophyllhaltiger Zellen, bei der Conjugation, der Schwärmsporenbildung u. s. w. hervortritt. Die einmal entstandenen Chlorophyllkörper aber wachsen, und wenn sie rundliche Formen besitzen, so können sie sich durch Theilung vermehren. Beides scheint immer von dem Wachsthum des gesammten Protoplasmakörpers abzuhängen, in welchem sie eingelagert sind.

Die Formen der Chlorophyllkörper zeigen nur bei den Algen eine grössere Mannigfaltigkeit; hier kommt es vor, dass der ganze Protoplasmakörper mit Ausschluss einer äussersten Schicht (Hautschicht) oder dieser und einzelner Stellen homogen grün erscheint (viele Schwärmsporen, Palmellaceen, Flechtengonidien); oder die Chlorophyllkörper nehmen die Form von sternartigen Figuren an (z. B. Zygnema cruciatum Fig. 45), oder sie bilden mehrere im Querschnitt der Zelle als Stern erscheinende Lamellen (Closterium u. a.), oder gerade oder schraubiggewundene Bänder (Spirogyra). Bei den meisten Algen, allen Moosen und Gefässpflanzen aber sind die Chlorophyllkörper gerundete, oder polygonale um ein in ihnen selbst liegendes Centrum gesammelte Massen; sie werden als Chlorophyllkörner bezeichnet; gewöhnlich sind ihrer sehr viele in einer Zelle enthalten, zuweilen jedoch nur einige verhältnissmässig grosse (Selaginella) und in einem der einfachst gebauten Lebermoose (Anthoceros) findet sich nur ein Chlorophyllkorn, welches den Zellkern einschliesst, daher bei der Theilung der Zellen in entsprechender Weise sich betheiligt.

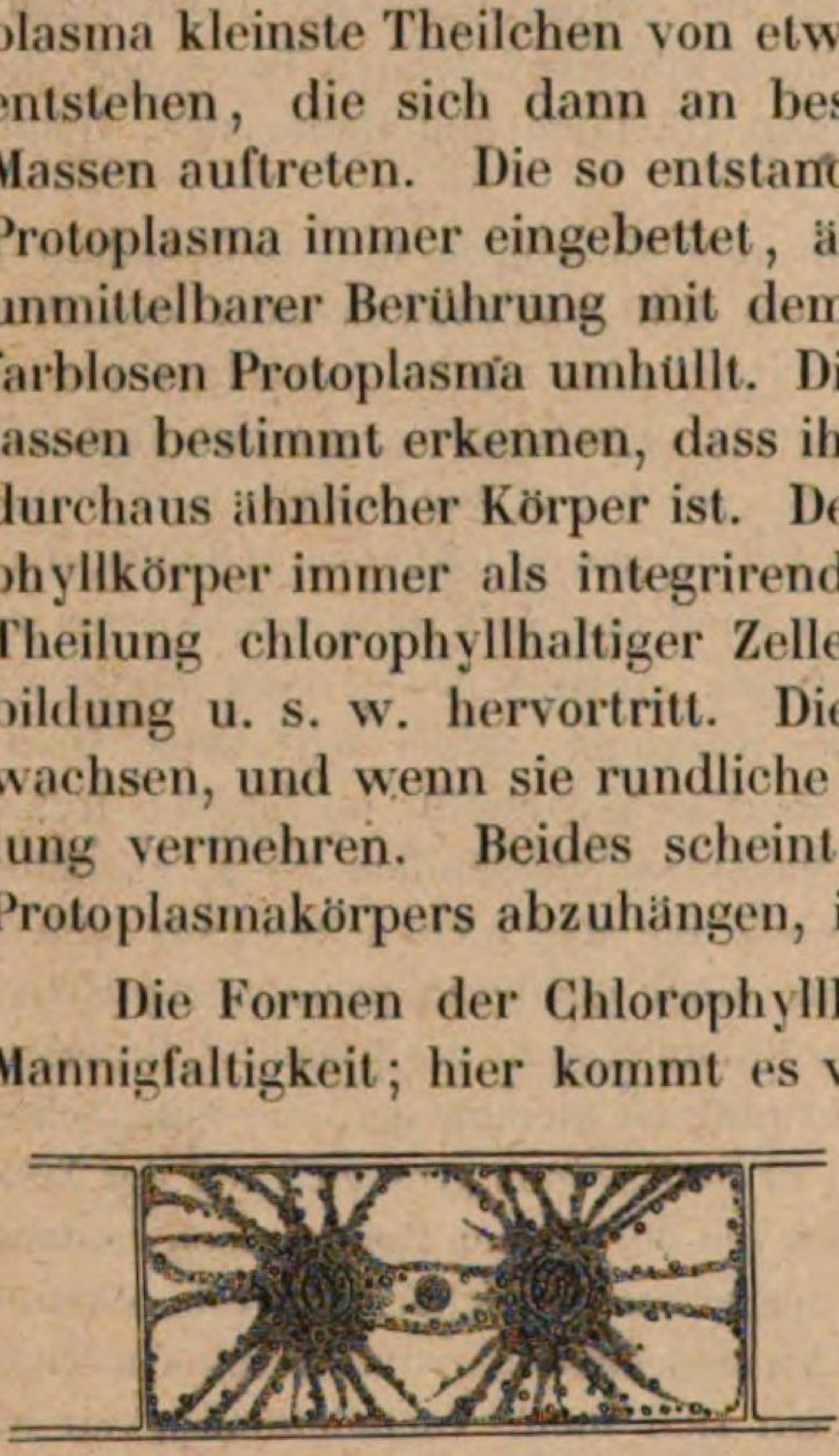


Fig. 45. Eine Zelle von Zygnema cruciatum mit zwei sternförmigen Chlorophyllkörpern, welche im Innern der Zelle schweben; sie sind durch eine farblose Protoplasmabrücke verbunden, in welcher ein Zellkern liegt; die Strahlen, welche die Verbindung mit dem wandständigen Sack herstellen, werden schon etwa in der Mitte farblos. In jedem der beiden Chlorophyllkörper liegt ein grosses Stärkekorn (550).

Mit äusserst seltenen Ausnahmen entstehen in der homogenen, soliden Sub-

stanz der Chlorophyllkörper **Stärkekörner**; wo jene besondere Formen haben, an bestimmte Stellen vertheilt (vergl. z. B. Fig. 5); in den gewöhnlichen Chlorophyllkörnern treten sie im Innern mehr oder minder zahlreich auf. Sie werden zuerst als Puncte gesehen, werden immer grösser und können schliesslich den

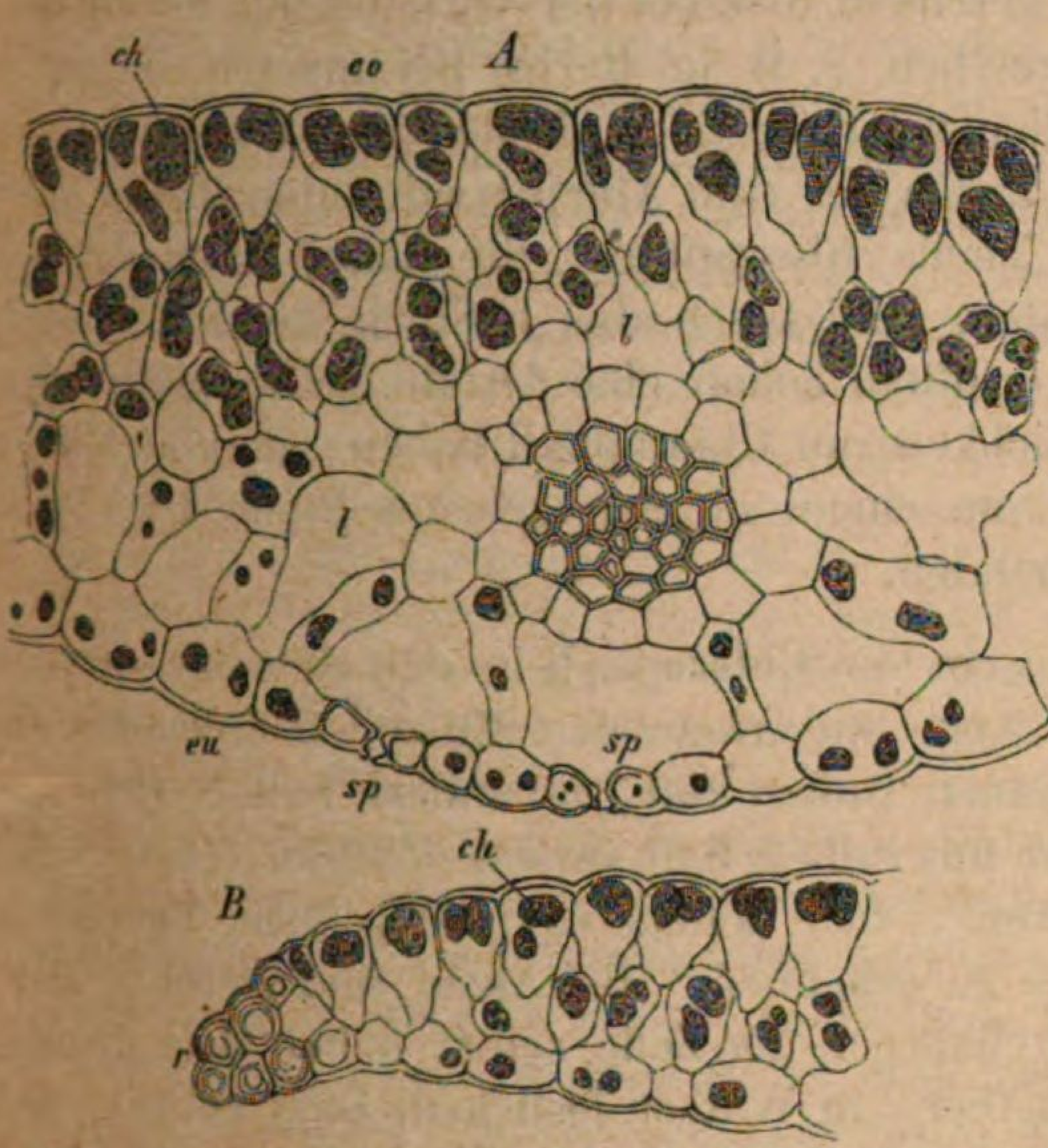


Fig. 46. Querschnitte durch das Blatt von Selaginella inaequalifolia (550). *A* in der Mitte, *B* am Rand; *ch* die Chlorophyllkörner; in ihnen sind Puncte, die kleinen Stärkekörnchen, sichtbar. — *eu* untere Epidermis; *eo* obere Epidermis; *l* luftführende Intercellularräume; *sp* Spaltöffnungen.



Fig. 47. Chlorophyllkörner von Funaria hygrometrica (550). *A* Zellen eines ausgewachsenen Blattes von der Fläche gesehen; die wandständigen Chlorophyllkörner liegen in einer Protoplasmaschicht, in welcher auch der Zellkern eingelagert ist; die Chlorophyllkörner enthalten (weiss gelassene) Stärkekörnchen. *B* einzelne Chlorophyllkörner mit ihren Stärkeeinschlüssen: *a* ein junges, *b* ein älteres, *b'* und *b''* in Theilung begriffen; *c*, *d*, *e* alte Chlorophyllkörner, deren Stärkeeinschlüsse den Raum des Chlorophylls einnehmen; *f* ein junges in Wasser aufgequollenes Chlorophyllkorn; *g* dasselbe nach längerer Einwirkung des Wassers; das Chlorophyll ist zerstört, die Stärkeeinschlüsse zurückgeblieben.

Raum des Chlorophyllkorns so ausfüllen, dass die grüne Substanz nur noch einen feinen Ueberzug auf dem herangewachsenen Stärkekorn darstellt; selbst dieser kann unter Umständen (alte, gelbe Blätter von Pisum sativum, Nicotiana) verschwinden und es liegen dann in der (protoplasmaleeren) Zelle an Stelle der Chlorophyllkörner die Stärkeeinschlüsse derselben. Zuweilen treten im Innern der Chlorophyllsubstanz auch Oeltropfen auf (z. B. in den Bändern der Spirogyren) und hin und wieder werden körnige Einschlüsse von unbekannter Natur beobachtet. — Alle diese in den Chlorophyllkörpern entstehenden Gebilde sind aber keine constanten Theile derselben; ihre Entstehung und ihr Verschwinden hängt gänzlich von der Beleuchtung, der Temperatur und anderen Umständen ab; auch die Entstehung der Chlorophyllkörper selbst ist an diese Lebensbedingungen gebun-

den, auf deren Darlegung wir aber erst im III. Buch zurückkommen, wo sich zeigen wird, dass das Chlorophyll zu den wichtigsten Elementargebilden gehört, dass zumal die Einschlüsse desselben seine Assimilationsproducte sind. Diese und zahlreiche andere rein physiologische Verhältnisse des Chlorophylls können erst dort behandelt werden (so auch die Eigenschaften des Chlorophyllfarbstoffs). Eher oder später werden im normalen Lauf der Dinge die Chlorophyllkörper wieder aufgelöst; am augenfälligsten geschieht dies bei der Vorbereitung der Blätter höherer Pflanzen zum Abfallen derselben, z. B. im Herbst bei unseren einheimischen Bäumen und Sträuchern. Hier wird die ganze Protoplasmamasse und mit ihr die Chlorophyllkörper aus den Zellen der zum Abfall bestimmten Blätter aufgelöst und in die perennirenden Theile übergeführt; die dabei stattfindenden Erscheinungen sind sehr verschieden, schliesslich aber bleibt in den mit Wasser und oft mit spiessigen Krystallen erfüllten Zellen eine Anzahl gelber glänzender Körnchen zurück, die keine Aehnlichkeit mit Chlorophyll haben; sind die abfallenden Blätter roth, so rührt dies von einem im Saft gelösten Stoffe her; auch hier sind die gelben Körnchen vorhanden.

Nicht immer ist das Vorhandensein von Chlorophyll in den Geweben an der Färbung der Organe mit blossem Auge zu erkennen. Zuweilen enthalten die chlorophyllführenden Zellen selbst einen rothen Saft, in andern Fällen wird das grüne Gewebe der Blätter durch eine mit rothem Saft versehene Epidermis bedeckt (Atriplex hortensis, jüngere Pflanzen); hier genügt es, die gefärbte Epidermis abzuziehen, um das grüne Gewebe zu erkennen. Bei Algen und Flechten aber kommt es vor, dass der Chlorophyllkörper der Zelle selbst neben dem grünen Farbstoff einen rothen, blauen, gelben (in Wasser löslichen) Stoff enthält; der frische Chlorophyllkörper erscheint dann durch die Mischung des in ihm enthaltenen Chlorophylls mit diesen Stoffen spangrün (Oscillaria, Peltigera canina u. a.), schön roth (Florideen) oder braun (Fucus, Laminaria saccharina) oder ledergelb (Diatomeen).

Hiervon sind diejenigen Vorkommnisse zu unterscheiden, wo die anfangs grünen Chlorophyllkörner durch Umänderung ihres Farbstoffs eine rothe oder gelbe Farbe annehmen, was ich mit Rücksicht auf die physiologischen Leistungen als eine Degradation des Chlorophylls bezeichnet habe. So werden die grünen Körner in den Antheridienwandungen der Laubmoose und Characeen zur Zeit der Befruchtung schön roth, in reifenden Früchten (Lycium barbarum, Solanum dulcamara u. a. m.) beruht die Farbenänderung aus Grün in Gelb und Roth ebenfalls auf einer solchen Verfärbung der Chlorophyllkörner, und selbst die rothe und gelbe Farbe vieler Blumenkronen wird auf diese Weise herbeigeführt. In letzterem Falle sind aber die Chlorophyllkörner, welche später gelb oder roth erscheinen, anfangs nur sehr hellgrün, oder auch gar nicht grün gefärbt (Tropaeolum, Cucurbita u. a.); dafür ist aber Entwickelungsgeschichte, Lagerung und chemisches Verhalten dieser farbigen Protoplasmagebilde den Chlorophyllkörnern so ähnlich, dass man sie ohne Bedenken als anders gefärbte Chlorophyllkörper betrachten darf. Die zuweilen vorkommenden blauen (Tillandsia amoena) oder braunen und violetten Körper (Orchis morio) entfernen sich schon viel mehr von diesem Typus, obgleich auch sie eine protoplasmaähnliche Grundlage haben, welche durch einen (hier in Wasser löslichen) Farbstoff tingirt ist.

a) Die Substanz der Chlorophyllkörper ist, abgesehen von den genannten Einschlüssen, frei von jenen feinen Körnchen, die im farblosen, beweglichen Protoplasma so verbreitet sind; trotz ihrer scharf umschriebenen Form sind sie sehr weich, beim Zerdrücken schmierig; kommen sie mit reinem Wasser in Berührung, so bilden sich Vacuolen, die sich stark blähend endlich als hyaline Blasen die grüne Substanz durchbrechen; junge Chlorophyllkörner können sich so auch in zarte Blasen verwandeln, in denen die Stärkekörner liegen bleiben; alte Körner sind viel consistenter. Nach Extraction des grünen Farbstoffs aus geeigneten Chlorophyllkörpern, z. B. den Bändern der Spirogyren, den Körnern von Allium Cepa, ist die zurückbleibende farblose Grundsubstanz derselben resistenter (geronnen) und zeigt alle früher genannten Reactionen des Protoplasmas.

b) Die Entstehung der Chlorophyllkörper ist bis jetzt nur an den körnigen Formen direct beobachtet worden; sie kann mit dem Vorgang der freien Zellbildung einigermaassen verglichen werden; um gegebene Bildungsmittelpuncte innerhalb des Protoplasmas sammeln sich kleinste Theilchen desselben und bilden scharf umschriebene Massen; liegen die Bildungscentra weit entfernt von einander, so runden sich die Chlorophyllkörner (Haare von Cucurbita), liegen sie aber nahe beisammen und werden die Körner gross, so erscheinen sie gleich anfangs polygonal, als ob sie durch Druck sich gegenseitig abplatteten; der Vorgang macht dann ungefähr den Eindruck wie bei der Bildung zahlreicher kleiner Zoosporen in einem Sporangium von Achlya (Fig. 9 *A*), nur dass hier immer farbloses Protoplasma zwischen den ergrünenden Portionen liegen bleibt (wandständige Chlorophyllkörner der Blätter der Phanerogamen). Ist während der Chlorophyllbildung ein Protoplasmaklumpen um den centralen Zellkern gesammelt, so entstehen die Chlorophyllkörner oft in dessen Nähe, sie können dann mit dem strömenden Protoplasma in der Zelle herumwandern oder nachträglich bestimmte Positionen annehmen; bei Fadenalgen mit Spitzenwachsthum (Vaucheria, Bryopsis) bilden sie sich in dem farblosen Protoplasmakörper des fortwachsenden Schlauchendes und bleiben dann an der Wand liegen; in den chlorophyllbildenden Zellen der Keimblätter der Phanerogamen (Cotyledonen von Helianthus annuus, Primordialblätter von Phaseolus, Knospen der austreibenden Knollen von Helianthus tuberosus u. m. a.) bemerkt man anfangs ein bestimmt geformtes, körnchenfreies, hyalines Protoplasma der Zellwand anliegend, welches bei weiterer Entwickelung die Chlorophyllkörner bildet; hier erscheint es zuweilen so, als ob die Masse in polyedrische Stücke zerschnitten würde. — Die Gestaltung der Chlorophyllkörner fällt nicht immer mit der Bildung ihres Farbstoffs zusammen, sie können anfangs farblos (Vaucheria, Bryopsis nach Hofmeister) oder gelb sein (bei mangelhaft beleuchteten sich entwickelnden Blättern der Mono- und Dicotylen), um später zu ergrünen; in den Cotyledonen der Coniferen erfolgt dies gleichzeitig mit ihrer Entstehung auch im Finstern bei hinreichender Temperatur; ebenso bei Farnen. Die ergrünten Chlorophyllkörner wachsen durch Intussusception auf das Vielfache ihrer ursprünglichen Grösse, sind sie wandständig, so ist ihr Wachsthum in Länge und Breite gewöhnlich dem des entsprechenden Stückes der Zellwand und des Protoplasmakörpers, in denen sie liegen, proportional. Ist aber das Wachsthum der Zelle ein sehr bedeutendes, so theilen sich die wachsenden wandständigen Chlorophyllkörner; es geschieht dies durch Zweitheilung, indem eine Einschnürung entsteht, welche senkrecht zum längsten Durchmesser immer tiefer eindringt, bis das Korn endlich in zwei gewöhnlich gleiche Theilkörner zerfällt. Enthält es vor der Theilung kleine Stärkekörnchen, so ordnen sich diese um die Centra der neuentstehenden Körner. Man schliesst diese Vorgänge aus der Vermehrung der Körner einerseits und aus dem häufigen Vorkommen biscuitförmig eingeschnürter Formen bei wachsenden Zellen von Nitella, Moosblättern, Farrnkrautprothallien; bei Phanerogamen ist die Theilung bis jetzt nur in jungen Internodien von Peporomia (von Sanio) beobachtet worden, sie dürfte aber auch in dieser Klasse allgemeiner verbreitet sein.

Wenn die Chlorophyllkörner sich gelb oder roth färben, wie in Blüthen und Früchten, so erfahren sie häufig ein eigenthümliches Wachsthum, sie wachsen an ein, zwei oder mehr Stellen in lange Spitzen aus, z. B. in den Blumenblättern von Aeschinanthus ramosissimus,

Geum montanum, Lilium bulbiferum (nach A. Weiss), in den Fruchtwandungen von Lycopersicum esculentum, Lycium barbarum u. a.

c) Bezüglich der inneren Structur der Chlorophyllkörper lässt sich kaum etwas anderes aussagen, als dass ihre äussere Schicht häufig dichter erscheint, dass nach innen der Wasserreichthum der Substanz zu-, die Cohäsion derselben abnimmt, wie aus der Vacuolenbildung erhellt. Eine sichtbare Differenzirung in sich kreuzende Lamellen von verschiedener Dichtigkeit wurde bis jetzt nur einmal an älteren Chlorophyllkörnern von Bryopsis plumosa beobachtet (Rosanoff).

§ 7. Krystalloide und Aleuron. Zuweilen nimmt ein Theil der protoplasmatischen Substanz der Zellen krystallähnliche Formen an; es bilden sich Körper, welche von ebenen Flächen, scharfen Kanten und Ecken begrenzt, echten Krystallen täuschend ähnlich sind; dabei unterscheiden sie sich aber doch äusseren Einflüssen gegenüber sehr wesentlich von diesen, indem sie zugleich bedeutungsvolle Aehnlichkeiten mit organisirten Zellentheilen darbieten. Es ist daher gerechtfertigt, dies durch den von Nägeli vorgeschlagenen Namen »Krystalloide« anzudeuten. Gewöhnlich sind sie ungefärbt, zuweilen aber auch Träger von (nichtgrünen) Farbstoffen, die ihnen entzogen werden können. Ihre Gesammtmasse zeigt alle wesentlicheren Reactionen des Protoplasmas, die Gerinnbarkeit, die Farbenaufspeicherung, Gelbfärbung mit Kali, nach Einwirkung von Salpetersäure, Aufsammlung von Iod; die Löslichkeit ist bei verschiedenen Krystalloiden sehr verschieden, wie bei Eiweisskörpern überhaupt. Sie sind imbibitionsfähig, quellen unter Einfluss gewisser Lösungen enorm auf, ihre äussere Schicht ist resistenter als die innere, wasserreichere Masse. Die genauer untersuchten Krystalloide bestehen aber aus einem Gemenge von eiweissartiger, protoplasmatischer Substanz mit einem anderen Stoff, und beide sind so verbunden, dass wenn der löslichere langsam entfernt wird, der resistentere als Skelet zurückbleibt (Nägeli).

Ihre Form ist bei verschiedenen Pflanzen sehr verschieden; sie erscheinen als Würfel, Tetraeder, Octaeder, Rhomboeder und in ähnlichen Gestalten, die aber krystallographisch meist noch nicht genauer bestimmt sind, eine Folge ihrer Kleinheit und der Inconstanz ihrer Winkel.

In lebhaft vegetirenden Organen sind sie nur bei Lathraea squamaria bekannt, häufiger bilden sie sich in Zellen, wo grosse Massen von Reservestoffen angesammelt werden, die erst später eine Verwendung finden, die Krystalloide selbst scheinen eine für den Ruhezustand gemachte Form protoplasmatischer Gebilde zu sein (Kartoffelknollen, viele fetthaltige Samen); sie finden sich selten in safthaltigen Zellen (Kartoffelknolle), häufiger in saftfreien, zumal fetthaltigen Samen. — Farbstoffkrystalloide wurden in Blumenblättern und Früchten aufgefunden. Zuweilen bilden sie sich erst bei Einwirkung von Alkohol oder Kochsalzlösung auf die Pflanze innerhalb oder ausserhalb derselben (Rhodospermin).

Die natürlichen Krystalloide der Kartoffelknolle sind dem Protoplasma, ähnlich wie der Zellkern, eingebettet; die in den Geweben von Lathraea squamaria sehr verbreiteten Krystalloide sind in grosser Zahl im Inneren der Zellkerne enthalten; die in fetthaltigen Samen vorkommenden (z. B. Ricinus) sind in rundliche Klumpen eingeschlossen, die man als Aleuronkörner bezeichnet.

a) Krystalloide. Bequem zu beobachten sind die von Cohn entdeckten Krystalloide der Kartoffelknolle; man findet sie bei manchen Sorten derselben sehr häufig; bei anderen seltener in den stärkeärmeren Parenchymzellen unter der Schale, doch auch ziem-

lich tief im Gewebe; sie liegen im Protoplasma eingeschlossen. Gewöhnlich sind es Würfel (seltener abgeleitete Formen, z. B. Tetraeder) von vollkommenster Ausbildung. — Die von Radlkofer in den Zellkernen von Lathraea squamaria aufgefundenen liegen innerhalb eines jeden Kern's in grosser Zahl beisammen; sie haben die Form dünner quadratischer rectangulärer Plättchen, zuweilen scheinen sie rhombische oder trapezoidische Formen zu haben; es ist nach Radlkofer wahrscheinlicher, dass sie dem rhombischen System angehören. — Diese Krystalloide bieten sich der Beobachtung unmittelbar dar, ihre Beziehung zu ihrer Umgebung ist ohne Weiteres klar. Nicht so ist es bei den in Aleuronkörner eingeschlossenen Krystalloiden fettreicher Samen; über die chemische und morphologische Natur dieser Körner und ihrer Umgebung in der Zelle sind von ihrem Entdecker Hartig sehr unklare, z. Th. unrichtige Angaben gemacht worden; ich komme unten auf diese Verhältnisse zurück und erwähne hier nur, dass man die Krystalloide der Paranuss in Menge dadurch gewinnt, dass man das zerriebene fettreiche Parenchym mit Oel oder mit Aether auswäscht, aus welchem sich die Krystalloide als feines Mehl absetzen; an Schnitten durch das Gewebe ist wenig Deutliches zu sehen. Sie wurden in diesem Zustand von Nägeli sorgfältig untersucht; sie sind je nach der Darstellungsweise rhomboeder- oder octaederähnlich oder tafelförmig; es ist ungewiss, ob sie dem hexagonalen oder klinorhombischen Systeme angehören. Trockene Krystalle in Wasser gelegt, ändern ihre Winkel um 2—3°, in Kalilösung quellen sie stark auf und dabei ändern sich die Winkel um 15—16°. Durch schwache Säuren und verdünntes Glycerin wird eine Substanz ausgezogen, worauf ein substanzarmes Skelet mit festerer Haut übrig bleibt. — Die Krystalloide in den Endospermzellen von Ricinus communis sind in Wasser unlöslich und kommen zur deutlichen Anschauung, wenn man dünne Schnitte des Gewebes ins Wasser legt, welches die das Krystalloid umgebenden Gebilde zerstört und dieses befreit. Sie erscheinen häufig als Octaeder, Tetraeder, seltener als rhomboederähnliche Formen, das Krystallsystem ist nicht sicher bestimmt. — Die Farbstoffkrystalloide wurden von Nägeli in unvollkommenen Formen zuerst in den Blumenblättern von Viola tricolor und Orchis aufgefunden, besser ausgebildete in den getrockneten Früchten von Solanum americanum; sie bilden hier in den grossen Zellen des Fruchtfleisches Drusen von tiefvioletter Färbung; die einzelnen Krystalloide sind dünne Tafeln, einzelne regelmässige Rhomben, oft mit abgestutzten Ecken, u. s. w. Es ist nach Nägeli unzweifelhaft, dass die Krystallform die rhombische Säule in sehr verkürzter tafelförmiger Gestalt ist; die sechsseitigen Tafeln sind aus sechs einfachen zusammengesetzt. In reinem Wasser bleiben sie unverändert; Alkohol zieht den Farbstoff aus, ebenso verdünntere Säuren; beide lassen nach langsamer Einwirkung ein sehr substanzarmes Skelet zurück, welches quellungsfähig ist, während der ganze Krystall nicht quillt; das Krystalloid besteht nach Nägeli aus sehr wenig eiweissartiger und viel anderer Substanz mit etwas Farbstoff.[1])

b) **Aleuronkörner.** Mit diesem Namen bezeichnete Hartig rundliche körnige Bildungen, welche sich in reifen Samen vorfinden, und in denen zuweilen Krystalloide enthalten sind (Ricinus u. a.). Die Configuration des gesammten Zellinhalts wird in diesen Fällen durch Zusatz von Wasser gewöhnlich sofort völlig zerstört, selbst alkoholische Jodlösung und andere Reagentien, die geeignet sind, über die chemischen Verhältnisse und die damit zusammenhängende Gliederung des ganzen Zellinhalts Auskunft zu geben, bewirken so heftige Deformationen, dass das Studium dieser Verhältnisse in der That zu den schwierigsten Aufgaben gehört. Es ist daher nicht zu verwundern, dass in Hartig's und Holle's Angaben so Vieles vorkommt, was bei sorgfältiger Untersuchung als unrichtig erkannt wird. Ein Lehrbuch ist natürlich nicht der Ort, um eine weitläufige Discussion über schwierige Detailfragen durchzuführen; ich wünsche nur der von verschiedenen Schriftstellern mehr oder minder deutlich ausgesprochenen Ansicht, als ob die Aleuronkörner in einer Fettmasse

1) Genaueres bei Nägeli: Sitzungsber. d. bayer. Akademie 1862 Juli.

lägen, welche die Zelle erfüllt, entgegenzutreten[1]). Wer nur einigermassen das Wesen einer Zelle kennt, wird nicht glauben, dass das Lumen der ganzen Zellhaut mit Fett erfüllt sei und dass in diesem Gebilde von Eiweisssubstanz als Körner liegen. Ich habe zwar nur wenige Fälle untersucht, diese aber zeigen bestimmt, dass bei den fett- und aleuronhaltigen Samen die Anordnung des Zellinhalts dem allgemeinen Gesetz entspricht, uud ihr nächstes Analogon bei den stärkereichen Zellen anderer trockner Samen findet. Ich habe schon vor fünf Jahren gezeigt, dass im Samen von Allium Cepa die Grundmasse des Zellinhalts aus trockenem Protoplasma mit Zellkern besteht und dass die runden sogenannten Aleuronkörner Fettkörner sind, dass hier also ein Verhalten stattfindet wie in stärkereichen Samen, z. B. von Phaseolus, wo in einer trockenen, die Zelle erfüllenden Protoplasmamasse Stärkekörner liegen. In anderen Fällen sind aber die Verhältnisse complicirter. Es ist wahrscheinlich, dass im fettreichen Samen das Protoplasma selbst grössere Mengen Fett enthält, ohne dass dieses in Form von Körnchen oder Tropfen sichtbar ist, es scheint eine innige Mengung von Eiweissstoffen und Fetten zu geben, die theils als protoplasmatische Grundmasse der Zelle, theils als Aleurongebilde auftritt[2]). Die ausserordentliche Empfindlichkeit des gesammten Zellinhalts fettreicher Samen gegen Wasser dürfte darauf beruhen; indem das Wasser die protoplasmatische Substanz durchdringt, lässt diese das fette Oel fahren, dieses sammelt sich in Tropfen. Bevor ich diess an einigen Beispielen zu zeigen suche, mag die Betrachtung einer stärkehaltigen, saftlosen Zelle zur vorläufigen Orientirung dienen. Fig. 48 zeigt einige Zellen eines sehr dünnen Schnittes durch den Cotyledon der trockenen Erbse; der Schnitt liegt in Wasser und ist so dünn, dass sämmtliche Stärkekörner (*St*) durchschnitten sind (Vergr. 800). Zwischen den Stärkekörnern ist der Zellraum erfüllt von einer Grundmasse, welche das in essigsaurem Wasser aus Erbsen leicht ausziehbare Legumin (Käsestoff) enthält; es ist offenbar das bei der Reife vertrocknete Protoplasma. Dasselbe ist aber hier keine zusammenhängende Masse, es ist vielmehr in zahlreiche kleine Körnchen zerfallen, deren jedes in Wasser aufquillt und eine Vacuole bildet, so dass die Körnchen als Blasen mit verhältnissmässig dicker Wand erscheinen. Die Substanz dieser Körnchen enthält aber ausser dem Legumin sicherlich auch noch die nicht unbeträchtlichen Mengen Fett, welche aus der Erbse durch Aether ausziehbar sind; von Fetttropfen ist aber nichts zu sehen; das Fett ist offenbar mit der protoplasmatischen Substanz der Körnchen innig verbunden.

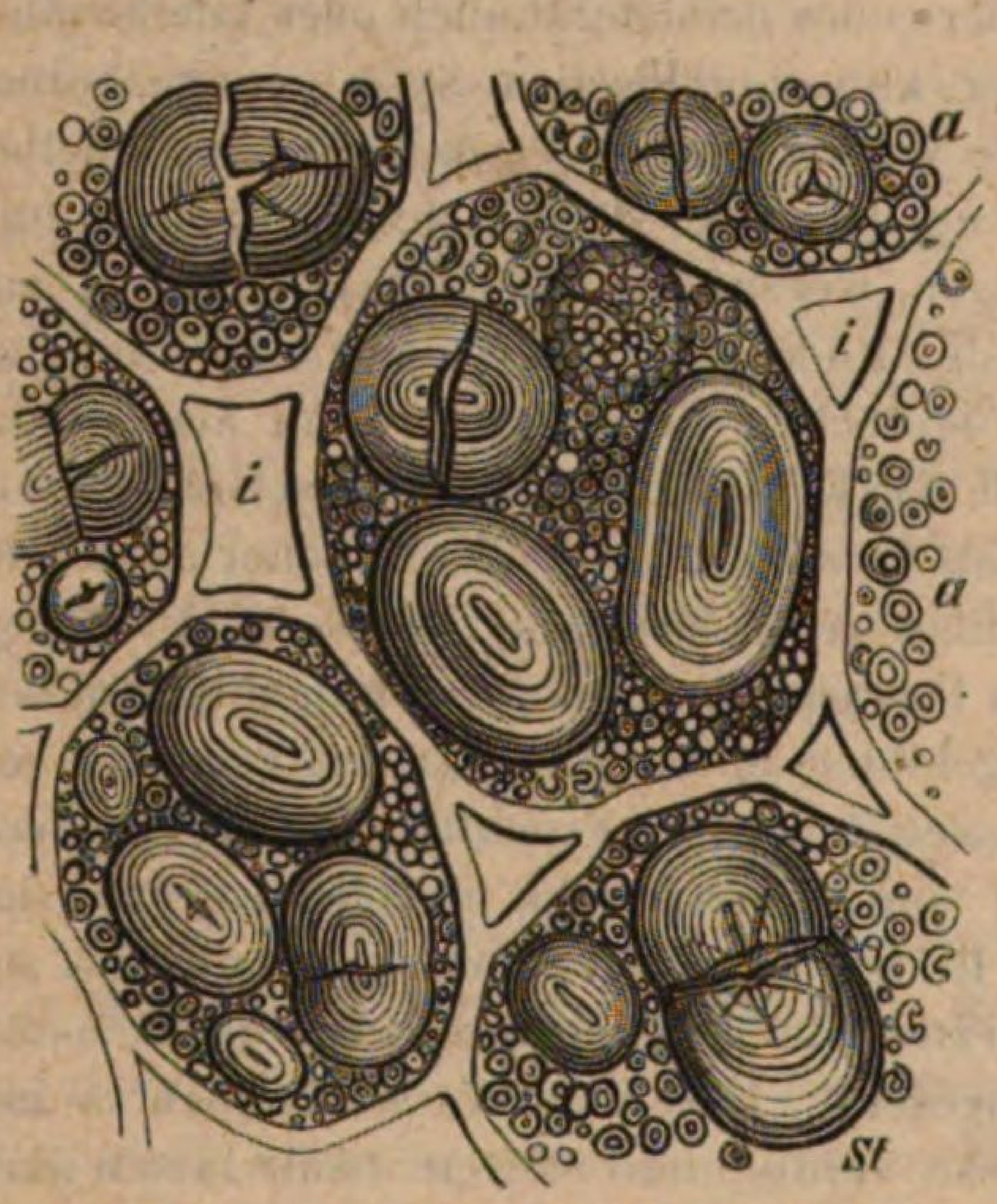


Fig. 48. Pisum sativum, aus dem Querschnitt eines Cotyledons des ruhenden Keims (800).

Dünne Schnitte durch die Cotyledonen des ruhenden Keims von Lupinus varius in Wasser betrachtet, zeigen den Zellinhalt völlig deformirt; mit verdünntem Iodalkohol erkennt man grössere gelbbraune Körner mit ebenso gefärbter feinkörniger Substanz unregelmässig gemengt. Sehr feine trockene Schnitte mit dickem Glycerin bedeckt, zeigen dagegen

1) Die anerkannt tüchtigen Schriftsteller, welche gelegentlich an diesen Gegenstand streifen, beobachten ein tiefes Schweigen über die Gesammtanordnung des Zellinhalts fettreicher Samen.

2) Bekanntlich hält das aus Früchten und Samen gepresste Fette Oel immer ein Quantum von Eiweissstoffen fest, die ihm nur schwierig zu entziehen sind.

den Zellinhalt schön geordnet; in einer homogenen Grundmasse liegen unregelmässig geformte grosse Körner dicht beisammen; etwa so wie die Stärkekörner in den Endospermzellen bei Zea Mais (s. Fig. 52), nur dass diese viel regelmässiger geformt sind. Denselben Anblick gewinnt man, wenn trockene Schnitte sogleich mit concentrirter Schwefelsäure oder mit concentrirter Kalilösung bedeckt wurden.

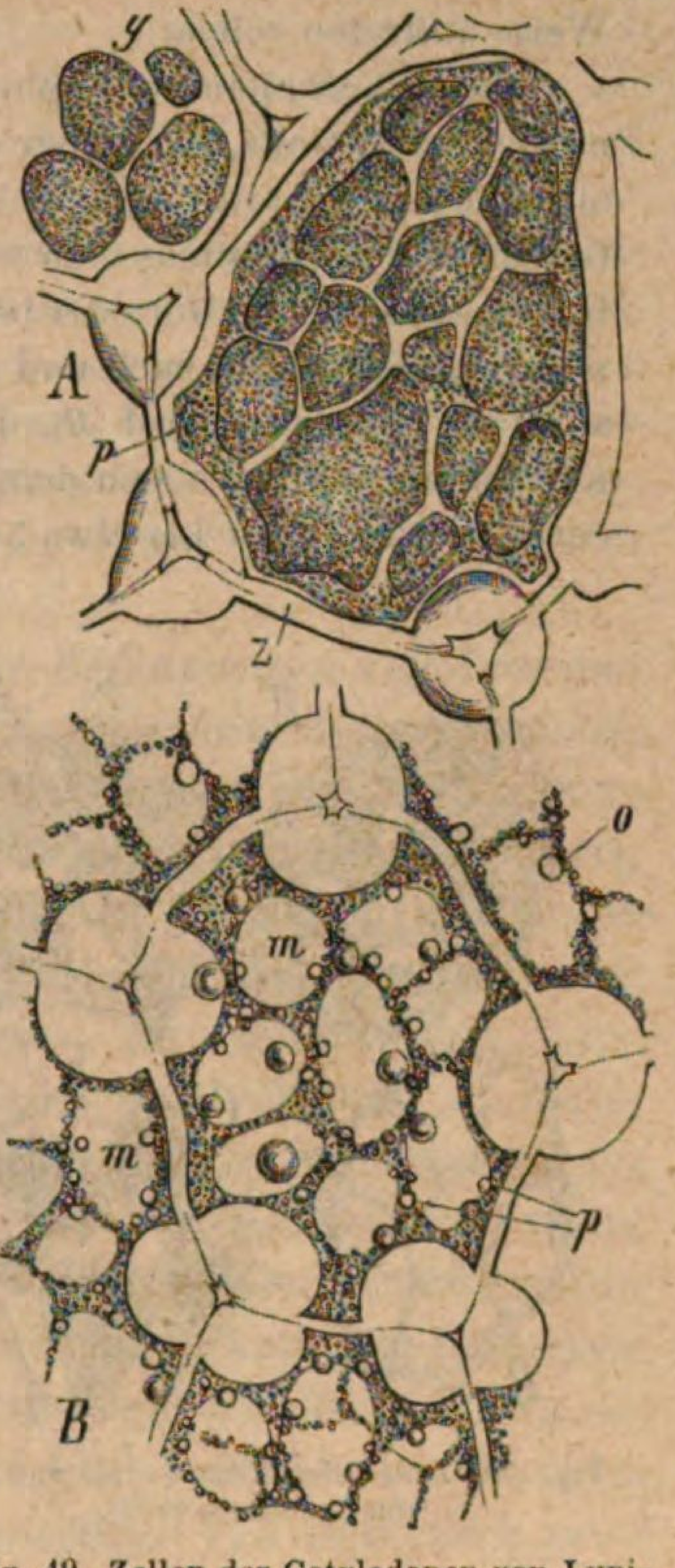


Fig. 49. Zellen der Cotyledonen von Lupinus varius (800).

Fig. 49 *A* zeigt eine Zelle eines dünnen Schnittes, der trocken in starken Alkohol mit wenig Iod gelegt wurde. Die Grundmasse und die Körner erscheinen gelbbraun; jene ist von der Wand (*z*) zurückgezogen (*p*). Ist der Schnitt so dünn, dass die sämmtlichen Körner einer Zelle glatt durchschnitten sind[1], so erkennt man bei Zusatz von absolutem Alkohol mit Iod, dass nur die Zwischenmasse sich gelb färbt, die Körner selbst erscheinen farblos, matt; lässt man den Alkohol verdunsten, wodurch er wasserreicher[2] wird, und setzt öfter neuen zu, so werden die anfangs homogenen Körner grieselig, feinkörnig, sie bleiben farblos, die Zwischenmasse wird tiefer gelb. Wenn die Körner einer Zelle dagegen nicht durchschnitten sind, so macht es gerade den entgegengesetzten Eindruck, sie erscheinen gelbbraun, die Zwischenmasse farblos, glänzend. Es kommt diess offenbar daher, dass die letztere stärker lichtbrechend ist und zugleich jedes Korn mit einer feinen sich bräunenden Schicht der Zwischenmasse umgeben ist; die Substanz des Kornes selbst aber ist davon verschieden; einzelne herausgefallene Körner erscheinen auch braun, nur weil die sie umhüllende Schicht der Zwischenmasse, die ihnen anklebt, sich bräunt. Lässt man nun zu einem Schnitt, der mit absolutem jodhaltigen Alkohol in der angegebenen Weise gefärbt ist und *zerschnittene* Aleuronkörner enthält, concentrirte Schwefelsäure hinfliessen, so bleiben die Körner farblos, werden grob körnelig und die Zwischenmasse erscheint dunkelgelbbraun; ganze, unzerschnittene Körner erscheinen tief braun, als ob sie aus lauter Protoplasma beständen; offenbar ist aber die obige Deutung richtig. Nach längerer Einwirkung der concentrirten Schwefelsäure treten Fetttropfen aus dem Zellinhalt aus, es ist nicht zu sehen, ob sie aus der Grundmasse oder den Körnern kommen; dann färbt sich alles prachtvoll rosenroth (Eiweissreaction auf conc. SO_3), die Körner heller, die Zwischenmasse dunkler[3]; zuweilen geschieht es, dass nach stürmischer Einwirkung concentrirter Schwefelsäure unter lebhafter Fetttropfenbildung die Körner ganz verschwinden und die protoplasmatische Grundmasse schön roth gefärbt zurückbleibt, die leeren Räume zeigend, welche die Körner einnahmen (Fig. 49 *B*, *m* leere Räume, *p* das Protoplasma, *o* Fetttropfen). Alle diese Reactionen zusammengenommen lassen nur eine Deutung zu, *der ganze Zellinhalt ist*

1) Nur solche Schnitte geben Auskunft über den wahren Bau fetthaltiger Samen; die Isolirung der Körner führt zu den grössten Irrthümern.

2) Absoluter Alkohol enthält immer etwas Wasser.

3) Die austretenden Fetttropfen enthalten eiweissartigen Stoff, denn ist der Schnitt mit Iod behandelt, so werden sie braun, wirkt die Schwefelsäure ohne Iod längere Zeit ein, so werden sie rosenroth.

ein Gemenge von Fett mit Protoplasmasubstanz; die Grundmasse enthält wenig Fett und viel Eiweissstoffe; die Aleuronkörner enthalten viel Fett und wenig Eiweissstoffe. Alle diese Reactionen, die ich schon vor zwei und drei Jahren erhielt, habe ich jetzt, während des Schreibens wieder genau in derselben Weise auftreten sehen.

Dieses Verhalten bei Lupinus varius bahnt uns nun den Weg zur Erklärung der Erscheinungen bei Ricinus, die bisher offenbar unrichtig gedeutet wurden. Auch hier führen nur die allerfeinsten Schnitte zum Ziel. Fig. 50 zeigt bei *A* eine Zelle des Endosperms in dickem Glycerin, die Grundmasse so wie die Körner erscheinen homogen, von verschiedener Lichtbrechung; in jedem Korn der bekannte »Weisskern«; lässt man sehr langsam Wasser zutreten, so dass das Glycerin nach und nach verdünnt wird, so kommt ein Moment, wo die Grundsubstanz feinkörnig wird (*B*), die Aleuronkörner erscheinen homogen und in jedem wird ein Krystalloid sichtbar neben dem Weisskern. Bringt man einen frischen Schnitt in dickes Glycerin und erwärmt bis etwa 50° C., so bleibt die Grundmasse homogen, die Aleuronkörner zeigen bei veränderter Lichtbrechung auch jetzt ihre Krystalloide sehr deutlich, diese werden oft körnig (*C*). Setzt man auf einen frischen Schnitt absoluten Alkohol mit Iod, so tritt eine schwache Gelbfärbung ein, die Grundmasse wird feinkörnelig; die Aleuronkörner bleiben homogen, lassen aber das Krystalloid nicht erkennen. Lässt man den absoluten Alkohol verdunsten und concentrirte Schwefelsäure zufliessen, so wird am Rande des Schnittes meist alles zerstört, es bilden sich Fetttropfen, diese werden gelbbraun, weiter nach innen am Schnitt behalten die Zellinhalte ihre Form, sie färben sich dunkelgelb, es ist jedoch nicht zu erkennen, ob Zwischenmasse oder Körner dunkler gefärbt sind, meist scheint jedoch Ersteres stattzufinden. Setzt man auf einen frischen Schnitt eine dicke Lösung von Iodchlorzink, so findet man an den Randzellen des Schnittes oft isolirte Aleuronkörner, völlig farblos, sie lassen das Krystalloid deutlich sehen; die meist zusammenfliessende Grundmasse der Zellen färbt sich tiefgelb; später werden die Aleuronkörner unter Verschwinden des Krystalloides vacuolig, schaumig aufgebläht, sie bleiben farblos. Setzt man auf einen frischen trockenen Schnitt einen Tropfen concentrirte engl. Schwefelsäure, so werden die Zellen am Rande deformirt, es bilden sich grosse Oeltropfen, wie es scheint auf Kosten der Körner; die entfernt vom Rande liegenden Zellen zeigen keine Störung, die Körner sind in der Grundmasse der Zelle deutlich, oft mit ihren Krystalloiden zu erkennen; nach 5—10 Minuten werden die Zellinhalte rosenroth, es ist nicht deutlich, ob die Zwischenmasse oder die Körner tiefer gefärbt sind; zuweilen scheint Ersteres der Fall zu sein. — Wäscht man einen feinen Schnitt oft mit Aether aus und setzt absoluten Alkohol mit Iod zu, so erscheint die Grundmasse zwischen den Körnern grobkörnelig, tief gelb, die Aleuronkörner sind erhalten, wenig gefärbt; sie erscheinen kantig, eckig; die das Krystalloid umhüllende Aleuronmasse ist zum Theil verschwunden; lässt man den Alkohol verdunsten und setzt einen Tropfen engl. Schwefelsäure auf den Schnitt, so erhält man ein sehr klares Bild; der Zellinhalt erscheint als eine vacuolige Masse (Fig. 50, *D*), diese ist tief braun gefärbt, die Höhlungen entsprechen den verschwundenen Aleuronkörnern, um jede Höhlung herum ist die braune Masse dichter, es scheint oft, als ob der Zellinhalt aus braunen Blasen bestände. — Alle diese Reactionen, zusammengehalten mit dem Umstand, dass die durch Wasser isolirten Krystalloide die Eiweissreactionen zeigen, bestimmt mich auch hier zu der Ansicht, dass der ganze Zellinhalt des Ricinusendosperms ein inniges Gemenge von Fett mit Eiweissstoffen ist; die Grundmasse



Fig. 50. Zellen des Endosperms von Ricinus communis (800).

enthält viel Fett mit Eiweissstoffen (Protoplasma) gemengt, die das Krystalloid umgebende Masse des Aleuronkornes enthält noch mehr Fett, vielleicht besteht sie ganz aus solchem, das Krystalloid ist wahrscheinlich ein Gemenge von wenig Fett mit Eiweisssubstanz. Was der Weisskern ist, sei dahingestellt. Zur Rechtfertigung dieser neuen, wohl etwas seltsam klingenden Ansicht über den Zellinhalt des Ricinusendosperms empfehle ich noch, zu bedenken, dass die Zellen über 60 Procent an fettem Oel enthalten, dass man aber vor der Zerstörung der Form des Zellinhaltes keinen einzigen Oeltropfen sieht; das Oel kann nur als inniges Gemenge mit Eiweissstoffen vorhanden sein.

Demnach würde nun bei den fetthaltigen Samen die Sache so aufzufassen sein, dass das Protoplasma (die Grundmasse des Zellinhalts) mehr oder minder, oft sehr reich an Fett ist, dass dieses nicht in Tropfen, sondern in einem homogenen Gemenge mit den Eiweissstoffen vorhanden ist, dass die Aleuronkörner die fettreicheren Theile dieses fetthaltigen Plasmas sind, dass zuweilen innerhalb derselben eiweissreichere Krystalloide sich aussondern. Je reicher die protoplasmatische Substanz an Fett ist, desto leichter wird sie durch Wasser unter Bildung von Oeltropfen deformirt.

§ 8. **Die Stärkekörner.** Die unter günstigen Bedingungen vegetirenden Pflanzen erzeugen durch Assimilation mehr bildungsfähige, organisirbare Substanz, als sie gleichzeitig zum Wachsthum der Zellen nöthig haben und verwenden können. Diese Stoffe werden in irgend einer Form in den Zellen selbst aufgespeichert, um später zur Verwendung zu kommen. Wir sahen schon im vorigen Paragraph wie diess bei den eiweissartigen protoplasmabildenden Stoffen und den Fetten oft geschieht. In weit grösserer Menge wird eine andere, im eminentesten Sinne organisirbare Substanz, die **Stärke**, im Voraus gebildet und vorläufig in organisirter Form für späteren weiteren Gebrauch aufgespeichert. Die Stärke erscheint immer in organisirter Form, in soliden Körnern von concentrisch geschichtetem Bau, welche anfangs als punctförmige Massen im Protoplasma auftreten und in diesem liegend fortwachsen, gelangen sie später in den Zellsaft, kommen sie ausser Contact mit dem sie ernährenden Protoplasma, so hört ihr Wachsthum auf [1]. — Jedes Stärkekorn besteht aus Stärkesubstanz, Wasser und sehr kleinen Mengen mineralischer Stoffe (Asche). Die erstere ist ein Kohlehydrat von derselben procentischen Formel wie die Cellulose, mit der sie überhaupt unter allen bekannten Stoffen in chemischer und morphologischer Hinsicht die meiste Aehnlichkeit besitzt. Die Stärkesubstanz tritt aber in jedem Korn in zweierlei Modificationen auf, einer leichter löslichen, welche mit Iodlösungen unter Assistenz von Wasser eine schön blaue Färbung annimmt (Granulose) und einer schwerer löslichen, welche in ihren Reactionen dem Zellstoff näher steht (Stärke-Cellulose). An jedem sichtbaren Puncte eines Stärkekornes sind beide Stoffe beisammen, wird daher die »Granulose« extrahirt, so bleibt die »Cellulose« als Skelet zurück; dieses zeigt die innere Organisation des ganzen Kornes, ist aber minder dicht, substanzärmer, sein Gewicht beträgt von dem des ganzen Korns nur wenige (etwa 2 — 6) Procente. Da nun die Granulose bei weitem überwiegt und an jedem sichtbaren Puncte des Kornes vorhanden ist, so zeigt dieses bei der Iodreaction in seiner ganzen Ausdehnung die blaue Granulosefärbung.

[1] Davon scheinen nach Hofmeister die Stärkekörner im Milchsaft der Euphorbien eine Ausnahme zu machen; über ihre Entwickelung ist aber nichts bekannt; jedenfalls enthält der Milchsaft protoplasmabildende Stoffe, Eiweissstoffe, die sich vielleicht auch hier an der Erzeugung der Stärkekörner betheiligen.

Die Stärkekörner haben immer gerundete Formen und ihre innere Organisation bezieht sich auf ein in ihnen selbst liegendes Bildungscentrum; die jungen kleinen Körner scheinen immer kugelig zu sein; da ihr Wachsthum aber fast immer ungleichmässig ist, so ändert sich diese Form in's Eirunde, Linsenförmige, gerundet Polyedrische u. s. w.

Die innere Organisation auch des Stärkekornes wird vorzugsweise aus der verschiedenen Vertheilung des Wassers in ihm (des Organisationswassers) erkannt. Jeder sichtbare Punct des Kornes enthält neben »Granulose« und »Cellulose« auch Wasser. Ganz allgemein nimmt der Wassergehalt von aussen nach innen hin zu und erreicht in einem bestimmten Punct des Innern sein Maximum. Mit zunehmendem Wassergehalt sinkt die Cohäsion und die Dichte, sowie der Brechungsindex für Licht, worauf z. Th. die Wahrnehmbarkeit dieser Verhältnisse beruht. Diese Aenderung des Wassergehalts im Korn ist aber keine stetige, sondern sprungweise wechselnd. Auf die äusserste wasserärmste Schicht folgt, scharf abgegrenzt, eine wasserreiche Schicht, auf diese wieder eine wasserärmere u. s. f., bis die innerste wasserärmere, dichtere Schicht endlich einen sehr wasserreichen Theil, den Kern, umgiebt. Alle Schichten eines Korns sind um diesen Kern, als ihr gemeinsames Centrum, gelagert, aber nicht jede Schicht ist continuirlich um den ganzen Kern ausgebildet; bei kleinen kugeligen Körnern mit wenig Schichten ist diess allerdings der Fall, wird ihre Zahl bei dem Wachsthum aber grösser, so vermehrt sich die Schichtenzahl am stärksten in der Richtung des stärksten Wachsthums; diese ist die geradlinige oder krummlinige Verlängerung der Richtung des schwächsten Wachsthums; die so gegebene Linie heisst die Axe des Korns; sie geht jederzeit durch den Kern.

Das Wachsthum der Stärkekörner geschieht ausschliesslich durch Intussusception; es werden neue Partikeln des Bildungsstoffes zwischen die schon vorhandenen sowohl in radialer als tangentialer Richtung eingeschoben, wobei zugleich der Wassergehalt der einzelnen Stellen sich ändert. Die jüngsten, sichtbaren, kugeligen Stärkekörner bestehen aus dichter, wasserarmer Substanz, in dieser bildet sich später der centrale wasserreiche Kern; in letzterem kann sich ein centraler Theil verdichten und in diesem nach hinreichender Vergrösserung wieder ein weicherer Kern auftreten; es kann aber auch, nachdem ein weicherer Kern umgeben von einer dichten Schicht durch Differenzirung des ursprünglich dichten Korns entstanden ist, in der dichten Schicht eine neue weiche auftreten und so in zwei dichte Schichten gespalten werden, deren innere den weichen Kern umschliesst. Die Schichten nehmen durch Einlagerung an Dicke und Umfang zu. Hat eine Schicht eine bestimmte Dicke erreicht, so differenzirt sie sich bei fernerem Wachsthum in drei Schichten. Ist es eine dichte Schicht, so lagert sich in ihre Mittelfläche wasserreiche Substanz ein, es entsteht in der dichten Schicht, die nun in zwei Lamellen spaltet, eine minder dichte Schicht. Wird aber eine wasserreiche Schicht hinreichend dick, so kann ihre mittlere Lamelle sich verdichten, es entsteht eine neue dichte Schicht zwischen zwei Lamellen einer minder dichten. Dieser Vorgang der Spaltung der Schichten hängt von ihrem Dickenwachsthum ab, und da dieses selbst dort am stärksten ist, wo die Schichten von dem langen Schenkel der Wachsthumsaxe geschnitten werden, so erfolgen hier die Spaltungen, d. h. die neuen Schichtenbildungen am häufigsten, auf der entgegengesetzten Seite des Kernes am seltensten, sie können hier ganz

aufhören. Die Schichten der rascher wachsenden Seite des Kornes werden, indem sie nach der langsam wachsenden Seite umbiegen immer dünner und keilen sich endlich aus. — Linsenförmige Körner (z. B. im Endosperm von Triticum vulgare) haben einen linsenförmigen Kern, ihre Schichten wachsen am stärksten nach allen Radien eines durch diesen gelegten grössten Kreises und spalten sich hier am häufigsten, der Kern bleibt central. Findet dagegen das Wachsthum nach einer Richtung statt (z. B. den ovoidischen Körnern der Kartoffelknolle), so wird der Kern excentrisch, er entfernt sich immer mehr von dem Schwerpunct des Kornes und ist in diesem Falle kugelig; bei manchen ellipsoidischen (in den Cotyledonen der Erbse und Bohne) oder langgezogenen Körnern ist der Kern in Richtung der grössten Axe gestreckt.

Sehr häufig bilden sich in einem jungen, kleinen Korn zwei Kerne; um jeden derselben erfolgt Schichtenbildung, und zwar ist das Wachsthum am stärksten in der Verbindungslinie; die Kerne entfernen sich immer mehr von einander; dadurch entsteht eine Spannung in den wenigen gemeinsamen Schichten, welche beide umgeben, diese führt zur Bildung eines inneren Spaltes, der zur Verbindungslinie beider Kerne rechtwinkelig liegt; er setzt sich bis nach aussen hin fort und das Korn zerfällt in zwei Bruchkörner, die indessen noch an einander adhäriren können. Wiederholt sich diese Theilung öfter, so entstehen ganz zusammengesetzte Körner, welche aus zahlreichen Bruchkörnern bestehen, deren Zahl bis hoch in die Tausende steigen kann (z. B. in Endosperm von Spinacia und Avena).

Ganz zusammengesetzte Körner mit 2—10 Bruchkörnern, häufig maulbeerförmig aussehend, sind im Parenchym rasch wachsender Pflanzen (z. B. Keimpflanzen von Phaseolus, Stamm von Cucurbita) ungemein häufig. Derartige Körner sind ihrer Entstehung nach verschieden von den zusammengewachsenen Körnern, wie sie sich im Chlorophyll bilden; hier sind anfangs viele kleine Körner vorhanden, die erst bei weiterer Vergrösserung sich berühren und adhäriren (Vergl. Fig. 47).

Halb zusammengesetzte Stärkekörner entstehen, wenn in einem Korn neue Kerne und sie umgebende Schichtencomplexe sich bilden, nachdem jenes bereits mehrere Schichten gebildet hat. Die Theilkörner erscheinen daher in den Schichtencomplex des Mutterkornes eingehüllt; auch hier entstehen durch ungleiches Wachsthum der gemeinsamen und der jedem Theilkorn eigenen Schichten Spannungen, die endlich zur Bildung von Rissen führen, diese verlängern sich aber meist nicht bis nach aussen; die Theilkörner bleiben vereinigt.

a) Das Wachsthum der Stärkekörner durch Intussusception muss aus folgenden Ueberlegungen gefolgert werden. Angenommen es fände die Schichtenbildung durch Auflagerung von aussen statt, so müsste man auch Körner finden, deren äusserste Schicht eine wasserreiche wäre, diess kommt aber niemals vor, die äusserste Schicht ist jederzeit die dichteste, wasserärmste; ferner müsste bei jener Annahme der Kern die Beschaffenheit der jüngsten Körner haben, aber der Kern ist immer weich, die jüngsten Körner dicht. Die Appositionstheorie wäre nur dann im Stande, die Bildung der halb zusammengesetzten Körner zu erklären, wenn man annähme, dass die gemeinsamen Schichten eines mit Theilkörnern versehenen Kornes nachträglich sich um zwei oder mehr vorher isolirte Körner herumgelegt hätten, dann müssten aber die gemeinsamen Schichten eine andere Form haben und die Sprünge im Inneren solcher Körner blieben unerklärt. Die Appositionstheorie

ist endlich nicht im Stande Rechenschaft zu geben, warum bei Theilkörnern immer das stärkste Wachsthum in der Verbindungslinie ihrer Kerne erfolgt (Fig. 51). Die etwaige Annahme einer Anlagerung neuer Schichten von innen würde voraussetzen, dass die Stärkekörner wenigstens zeitweilig hohle Blasen seien, was niemals beobachtet wird, diese Annahme ist ausserdem unfähig die bei der Bildung der Bruch- und Theilkörner statthabenden Vorgänge zu erklären und bei dem allen würde diese Hypothese doch noch ein Wachsthum durch Intussusception, nämlich in Richtung der Schichtenflächen annehmen müssen. — Das Wachsthum der Stärkekörner durch Intussusception allein liefert die einfachste Erklärung aller Erscheinungen, es darf nach Nägeli's Deductionen als völlig sichere Thatsache betrachtet werden. — Der Bildungsstoff, welcher von aussen her in das einmal angelegte Korn eindringt und dort in Form neuer Stärketheilchen sich einlagert, ist natürlich gelöst, seiner chemischen Beschaffenheit nach aber noch nicht sicher bekannt; gelöste Stärke lässt sich in der Pflanze niemals nachweisen, am wenigsten in solchen Zellen, wo lebhafte Bildung und Wachsthum von Stärkekörnern beobachtet wird; es ist aber wahrscheinlich, dass eine im Protoplasma enthaltene Zuckerlösung das Material ist, aus welchem sich durch weitere chemische und physikalische Veränderungen Stärketheilchen bilden. Die Stärke wird leicht durch verschiedene Einflüsse in Zucker verwandelt. — Aus verschiedenen Thatsachen (z. B. der Entstehung von radialen Sprungflächen durch Austrocknung) ist zu schliessen, dass die Stärkemoleküle nicht nur in Richtung der Radien eine bestimmte Lagerung haben, sondern auch tangential innerhalb jeder Schicht in bestimmter Weise geordnet sind. Eine dem entsprechende, als radiale Streifung erscheinende Lamellenstructur und Areolenbildung wird aber nur selten und unsicher beobachtet.

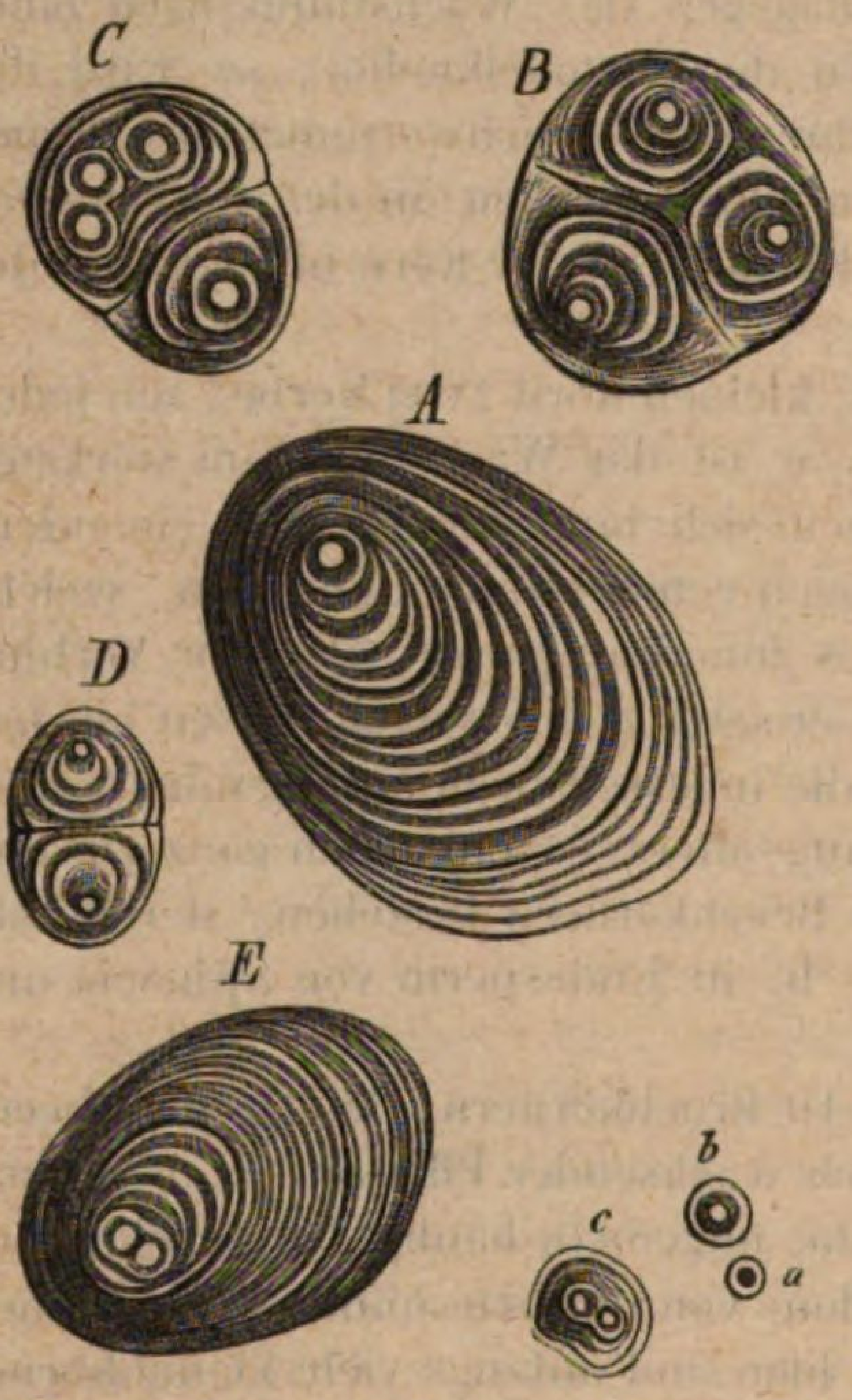


Fig. 51. Stärkekörner aus einer Kartoffelknolle (800). *A* ein älteres einfaches Korn; *B* ein halb zusammengesetztes Korn, *C*, *D* ganz zusammengesetzte Körner; *E* ein älteres Korn, dessen Kern sich getheilt hat; *a* ein sehr junges Korn, *b* ein älteres, *c* noch älter mit getheiltem Kern.

Das Wachsthum durch Intussusception beruht auf der Durchdringbarkeit aller Theile des Korns für Wasser und wässerige Lösungen. Diese ihrerseits kann nur dadurch erklärt werden, dass die Stärkesubstanz nicht ein Continuum ist, sondern aus einzelnen unsichtbar kleinen Partikeln besteht, deren jedes Anziehung zum Wasser besitzt und sich mit einer Wasserhülle umgiebt; durch diese Wasserhüllen sind die Stärketheilchen (Moleküle) von einander getrennt, je kleiner in einem gegebenen Volumen eines Stärkekorns die Moleküle sind, desto zahlreicher sind diese Wasserhüllen, desto wasserreicher also das betreffende Stärkevolumen; dazu kommt noch aus rein mechanischen Principien die Folgerung, dass in diesem Falle die Wasserhüllen dicker werden, dass sie dagegen mit zunehmender Grösse der Moleküle dünner werden, die Moleküle also näher zusammenrücken. Demnach bestehen die wasserreichen Schichten aus kleinen Molekülen, die durch dicke Wasserhüllen getrennt sind; die dichten wasserarmen Schichten aus grösseren Molekülen mit dünneren Wasserhüllen. Die innere Organisation beruht also auch hier auf einer bestimmten Zusammenlagerung von Wasser und Substanz: die Schichtung eines Stärkekorns verschwindet ebenso, wie die einer Zellhaut, wenn ihm das Wasser entzogen wird (z. B. durch Verdun-

stung oder Einwirkung absoluten Alkohols u. dergl.), weil die wasserreichen Schichten alsdann den wasserarmen gleichartig werden und der Unterschied der Lichtbrechung in beiden aufhört; ebenso verschwindet auch hier die Schichtung, wenn die Substanz des Korns durch chemische Mittel (verdünnte Kalilösung) zur Einlagerung sehr grosser Wassermengen disponirt wird; die dichteren Schichten lagern relativ mehr Wasser ein, sie werden daher den wasserreichen Schichten ähnlich, ihre Unterscheidbarkeit hört also ebenfalls auf.

Ausser der sprungweisen Differenzirung des Wassergehaltes, die sich als Schichtung zu erkennen giebt, findet in jedem Korn von aussen nach innen hin Zunahme des Wasserreichthums statt; es wird diess theils aus der Lichtbrechung erkannt, theils aus der stetigen Abnahme der Cohäsion von aussen nach innen. Wird nämlich den frischen Stärkekörnern das Wasser entzogen, so bekommen sie Rissflächen, welche die Schichten rechtwinkelig durchbrechen; im Innern bildet sich eine Höhlung, von welcher die Risse ausstrahlen; diese werden um so enger, je weiter sie nach aussen dringen, in der Mitte sind sie am weitesten. Daraus folgt, dass bei der Austrocknung der stärkste Wasserverlust im Innern eintritt, dass diess stetig nach aussen abnimmt; aber es folgt auch zugleich, dass die Cohäsion der Schichten in tangentialer Richtung (rechtwinkelig zu den Rissflächen) geringer ist als in radialer Richtung; diess weiset darauf hin, dass innerhalb jeder Schicht die Wassereinlagerung in tangentialer Richtung stärker ist als in radialer.

Wenn einem frischen oder doch mit Wasser durchtränkten Stärkekorn letzteres entzogen wird, so zieht es sich zusammen; die zurückbleibenden festen Moleküle rücken näher zusammen, wenn die Wasserschichten zwischen ihnen sich verdünnen; etwas Aehnliches geschieht, wenn dem Korn seine Granulose entzogen wird; das zurückbleibende Cellulose-skelet des Kornes ist, auch von Wasser durchtränkt, viel kleiner als das intacte Korn. Es beruht diess möglicherweise darauf, dass die nun bloss noch aus Cellulose bestehenden Moleküle geringere Anziehung zum Wasser haben und dünnere Hüllen besitzend näher zusammenrücken, es könnte aber auch darauf beruhen, dass sich die Zahl der Moleküle verringert.

b) Die Extraction der Granulose der Stärkekörner mit Zurücklassung eines Granuloseskelets kann auf sehr verschiedene Weise bewerkstelligt werden: 1) durch Mazeration in Speichel bei erhöhter Temperatur; bei der Stärke von Canna indica ist die Extraction bei 35—40° C. nach H. v. Mohl langsam, bei 50—55° C. in wenig Stunden vollendet; eine geringere Temperatur genügt für Weizenstärke, eine höhere ist für die Kartoffel erforderlich. Nägeli giebt im Allgemeinen 40—47° C. an. 2) Nach Melsens soll eine ähnliche Extraction auch durch organische Säuren, Diastase, Pepsin eintreten; 3) nach Nägeli gelingt sie auch bei sehr langsamer Einwirkung von Salzsäure oder Schwefelsäure, die mit Wasser so verdünnt ist, dass sie die Stärkekörner nicht quellen macht; 4) nach Franz Schulze wird die Granulose durch gesättigte Kochsalzlösung, welche ein Procent (wasserfreie) Salzsäure enthält, bei 60° C. in 2—4 Tagen ausgezogen; das Residuum, welches die Organisation des Stärkekorns noch vollkommen zeigt, betrug nach Dragendorff 5,7 Procent bei der Kartoffelstärke, 2,3 Procent bei der Weizenstärke. — Diese Skelete färben sich mit Iod gar nicht (Nägeli's Schwefelsäurepräparat nach $^5/_4$ jähriger Extraction) oder sie werden kupferroth, stellenweise, wo die Extraction unvollkommen war, bläulich. Sie sind in kochendem Wasser nicht quellbar (liefern keinen Kleister). Bei 70° C. wird nach v. Mohl das ganze Stärkekorn von Speichel gelöst, das bei 40—55° C. hergestellte Skelet aber ist gegen Speichel von 70° unempfindlich.

Innerhalb der lebenden Zelle kann die Stärke in sehr verschiedener Weise gelöst werden, wahrscheinlich geschieht es hier meist unter dem Einfluss des Protoplasmas oder doch unter Mitwirkung stickstoffhaltiger Verbindungen des Zellsaftes. Zuweilen beginnt die Lösung ähnlich wie bei den obigen Extractionen mit Entfernung der Granulose, während die Cellulose zurückbleibt; doch findet diess oft nur stellenweise statt; die Extraction schreitet an einzelnen Stellen von aussen nach innen vor; die extrahirten Stellen färben sich mit wässrigem Iod kupferroth, die übrige Masse blau, dann zerfällt das Korn in Stücke, die

endlich völlig gelöst werden. (Im Endosperm des keimenden Weizens Fig. 52 *B*.) In andern Fällen beginnt die Auflösung ebenfalls an einzelnen Stellen des Umfangs, es wird jedoch sofort die ganze Substanz vorschreitend gelöst, es bilden sich Löcher, endlich zerfällt das Korn auch hier in Stücke (Zea Mais Fig. 52 *A*). In den Cotyledonen der keimenden Bohne beginnt die Auflösung der ellipsoidischen Körner von innen, noch bevor sie in Stücke zerfallen wird die Granulose oft so vollständig ausgezogen, dass sie mit Iod kupferrothe, stellenweise bläuliche Färbung annehmen; später wird Alles gelöst. In der keimenden Kartoffel und dem Wurzelstock von Canna lanuginosa dagegen schreitet die Auflösung der Körner von aussen nach innen, Schicht um Schicht wegnehmend, vor. Wahrscheinlich kommt es hier wie bei der Einwirkung des Speichels darauf an, ob das Lösungsmittel langsam wirkend zuerst die Granulose extrahirt oder energisch eingreifend, die ganze Substanz löst; Beobachtungen an Keimpflanzen derselben Art, die sich bei verschiedener Temperatur entwickeln, würden hier vielleicht entsprechende Unterschiede zeigen.

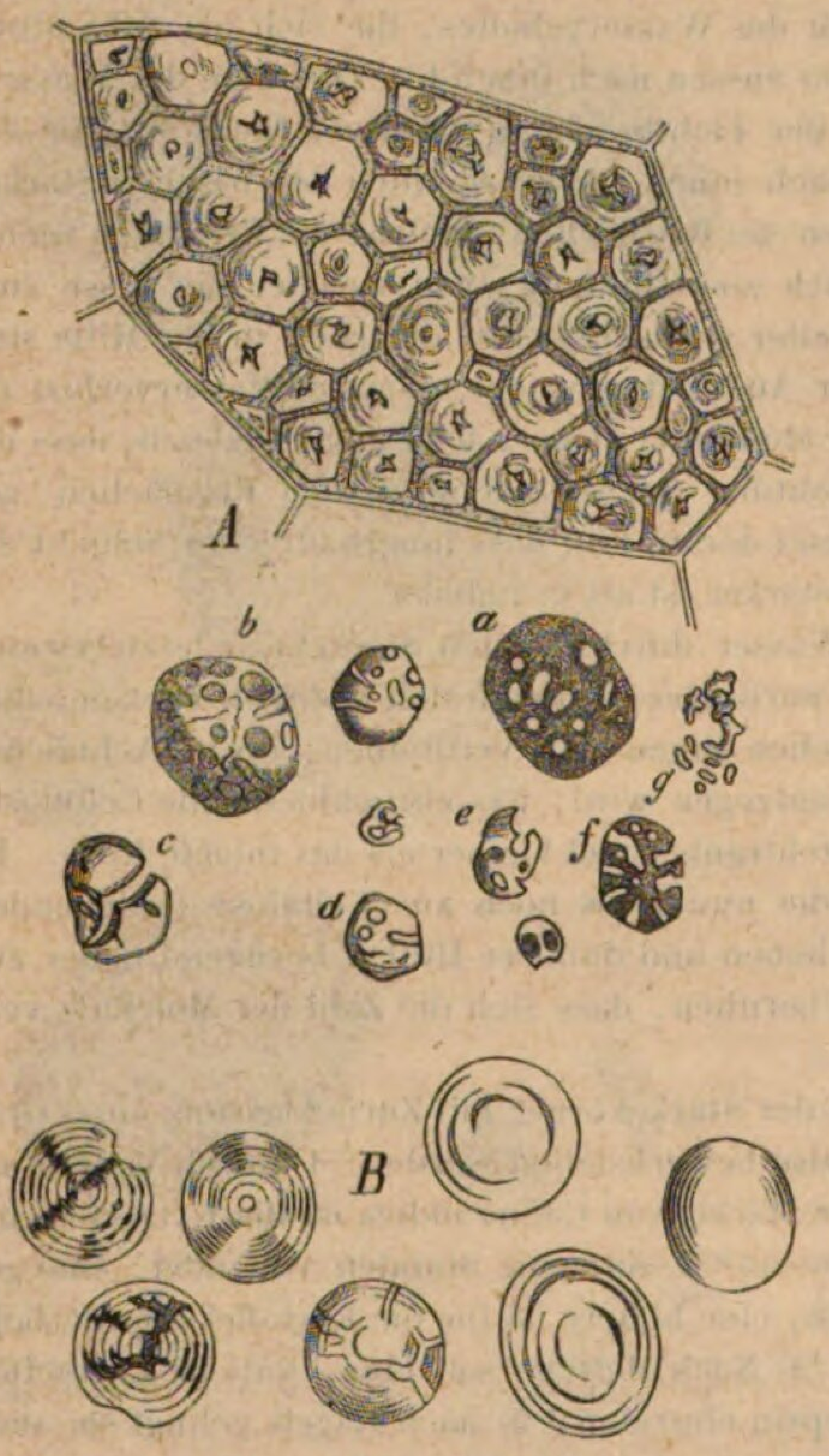


Fig. 52. *A* eine Zelle des Endosperms von Zea Mais mit dicht gedrängten, deshalb polyedrisch geformten Stärkekörnern erfüllt; zwischen den Körnern liegen dünne Platten von vertrocknetem feinkörnigem Protoplasma; durch Austrocknung sind im Innern der Körner kleine Höhlungen und Risse entstanden. *a*—*g* Stärkekörner aus dem Endosperm eines keimenden Maissamens. — *B* Stärkekörner (linsenförmige) aus dem Endosperm eines keimenden Samens von Triticum vulgare; die beginnende Einwirkung des Lösungsmittels macht sich zunächst durch deutlicheres Hervortreten der Schichtung bemerklich (800).

c) Löslichkeit, Quellung. Werden Stärkekörner in kaltem Wasser zerdrückt, so tritt ein kleiner Theil der Granulose als Lösung aus, Zusatz von Iod bewirkt eine Fällung feinkörniger blauer Häute.[1]) Mit feinem Sand zerriebene Stärkekörner sollen eine wirkliche Granuloselösung an kaltes Wasser abgeben. Andere Flüssigkeiten, wie verdünnte Säuren, bewirken nicht sowohl eine Lösung der Stärke als vielmehr Umwandlung derselben in andere Stoffe (Dextrin, Dextrose), die sich nun lösen.

Wasser von wenigstens 55° C. bewirkt bei den grösseren, wasserreicheren Stärkekörnern Aufquellen und Kleisterbildung, bei kleinen, dichteren beginnt diess nach Nägeli mit 65°. Im trockenen Zustande erhitzt, werden sie bei etwa 200° C. so verändert, dass nachherige Befeuchtung Quellung verursacht; die Substanz wird dabei aber chemisch verändert, in Dextrin verwandelt. — Bei der Kleisterbildung quellen zuerst die wasserreicheren inneren Theile; die äusserste Schicht quillt kaum, sie wird zersprengt und bleibt lange Zeit, selbst nach Zerfällung der inneren Partien in kleine Partikeln, als Haut mit Iod nachweisbar. Eine ähnliche Wirkung bringt eine schwache kalte Kali- oder Natronlösung hervor; das Volumen eines Korns kann dabei auf das 125 fache steigen und soviel Flüssigkeit eingelagert werden, dass das gequollene (verkleisterte) Korn nur noch 2—$^1/_2$ Procent Substanz enthält.

1) Ueber wirkliche Löslichkeit der Stärke vergleiche man meine Bemerkungen im Handbuch der Experimentalphysiol. p. 410.

Diese Angaben sollen sämmtlich nur zur Charakteristik der Formverhältnisse der Stärke dienen; ihre chemischen und molekularen Beziehungen werden im III. Buch weiter behandelt werden.

§ 9. **Der Zellsaft und seine sichtbaren Contenta und Deposita.** Man kann das Wort Zellsaft in einem weiteren und engeren Sinne verstehen. In jenem würde es die Gesammtmasse aller Flüssigkeiten bedeuten, mit denen die Zellhaut, der Protoplasmakörper und alle anderen organisirten Gebilde der Zelle durchtränkt sind und gleichzeitig die in den Vacuolen des Protoplasmas enthaltenen Säfte umfassen; in einem engeren Sinne pflegt man wohl auch nur diese letzteren als Zellsaft zu bezeichnen. Jedenfalls hat man Gründe, die Zusammensetzung des Zellsaftes für eine sehr verschiedene zu halten, je nachdem er im Protoplasma, im Chlorophyll, der Zellhaut, den Stärkekörnern einer und derselben Zelle verbreitet (imbibirt) ist oder sich als Vacuolenflüssigkeit vorfindet; die letztere mag im Allgemeinen das Reservoir darstellen, aus welchem die organisirten, imbibitionsfähigen Theile der Zelle ihre Bedürfnisse befriedigen, in welchem sich aber auch andererseits die überschüssig gewordenen löslichen Assimilations- und Stoffwechselproducte und aufgenommenen Nährstoffe zeitweilig ansammeln. Ein Bestandtheil des Zellsaftes, das Wasser nämlich, ist aber der Vacuolenflüssigkeit und den durchtränkten geformten Gebilden immer gemeinsam. — Die Betheiligung des Zellsaftwassers am ganzen Aufbau der Zelle ist im Einzelnen bereits in den vorigen Paragraphen vielfach hervorgehoben worden. Seine Bedeutung für die Zelle ist eine sehr mannigfaltige; einmal ist es das allgemeine Lösungs- und Transportmittel der Nahrungsstoffe innerhalb der Zelle; das Wasser selbst tritt vielfach ein in die chemische Formel der in der Pflanze erzeugten Stoffe, seine Elemente sind bei der Erzeugung der assimilirten Stoffe wesentlich; am Aufbau der organisirten Gebilde, der Zellhaut, der Protoplasmagebilde und Stärkekörner ist es unentbehrlich (Organisationswasser); das Wachsthum des ganzen Zellkörpers hängt von der Wasseraufnahme der Anhäufung, des Zellstoffs als Vacuolenflüssigkeit unmittelbar ab (Vergl. Fig. 1, 43, 44); die Zunahme des Umfangs zumal rasch wachsender Zellen ist der Anhäufung des Saftes in ihnen nahezu proportional. Der hydrostatische Druck, den die Vacuolenflüssigkeit auf Protoplasmaschlauch und Zellwand übt, wirkt mit bei der Gestaltung der Zelle u. s. w. Diese morphologisch wichtigen Verhältnisse des Zellstoffs lassen sich indessen gegenwärtig noch nicht von allgemeinen Gesichtspuncten aus darstellen, Manches wird aber noch später im Einzelnen erwähnt werden. Hier beschränken wir uns einstweilen auf diejenigen Erscheinungen am Zellsaft, welche unmittelbar bei der mikroskopischen Untersuchung der Zelle auffallen und zumal die Bildung echter Krystalle betreffen.

Neben den unzähligen in Zellsaft gelösten Stoffen, Mineralsalzen, Pflanzensäuren, Alkaloiden u. s. w., welche meist nicht innerhalb der Zelle sichtbar zu machen sind, deren Existenz in bestimmten Zellen oft nur auf weiten Umwegen sicher gestellt werden kann, finden sich häufig genug auch sichtbare Gebilde: gelöste Farbstoffe (meist roth oder violett), Oeltropfen (ätherische oder fette Oele) nicht selten gefärbt, am häufigsten echte Krystalle (fast immer von oxalsaurem Kalk)[1]) in den lebenden Zellen oder nach ihrem natürlichen Absterben. Durch

1) Das Cumarin soll krystallisirt in der Tonkabohne vorkommen.

künstliche Mittel können manche im Zellsaft gelöste Stoffe direct sichtbar gemacht, in bestimmten Formen erhalten werden (Inulinkrystalle) oder man ist im Stande ihre Gegenwart aus bestimmten Reactionen zu erschliessen (Eiweiss, Traubenzucker, Rohrzucker, Gerbstoffe, Pektinstoffe).

a) Krystalle. Das Protoplasma der Myxomycetenplasmodien ist meist durchsäet von zahlreichen kleinen Körnchen, welche nach De Bary aus kohlensaurem Kalk bestehen; [1]) die in der Wandung mancher Pflanzenzellen enthaltenen (Cystolithen und ähnliche) Krystalle wurden ebenfalls in vielen Fällen als kohlensaurer Kalk erkannt, die Krystalle in der Wandung gewisser Zellen im Gewebe von Welwitschia mirabilis sind wohl oxalsaurer Kalk. Jedenfalls setzt das Vorkommen kohlensaurer Kalkkrystalle voraus, dass die sie umspülenden Säfte (Imbibitionsflüssigkeit des Protoplasmas und der Zellhaut) völlig neutral oder alkalisch seien, in sauren Säften würden sie sich sofort auflösen. Schon daraus folgt, dass alle in sauren Zellsäften vorkommenden Krystalle nicht kohlensaurer Kalk sein können. Die Vacuolenflüssigkeit alles darauf untersuchten Parenchyms ist aber stark sauer, und selbst in den dünnwandigen Elementen der Fibrovasalstränge, deren eiweissartiger Inhalt anfangs alkalisch reagirt, wird die Reaction gewöhnlich bald sauer[2]). Diesen Verhältnissen entsprechend sind denn auch die im Zellsaft[3]) ungemein häufig vorkommenden Krystalle niemals kohlensaurer Kalk, überall, wo sie genauer untersucht wurden, bestehen sie aus oxalsaurem Kalk; [4]) sie haben sehr verschiedene Formen; am seltensten kommt ein einzelner grosser Krystall in einer Zelle vor, häufiger sind Zwillinge und Drusen, am häufigsten, zumal bei vielen Monocotylen sind die sogenannten Raphiden, d. h. Bündel parallel gestellter dünner Nadeln; zuweilen hat der oxalsaure Kalk auch die Form sogenannter Sphärokrystalle, d. h. er bildet Kugeln, welche aus radial um einen Punct gestellten dichtgedrängten Einzelkrystallen gebildet sind; so z. B. in den Hyphen des Myceliums von Phallus caninus (De Bary). Der oxalsaure Kalk krystallisirt in zwei Systemen (nach Schmid), im quadratischen und klinorhombischen; bei sehr langsamer Krystallisation bilden sich nach Souchay und Lenssen quadratische Octaeder von der Formel $\left(\begin{matrix}CaO\\CaO\end{matrix}\right\} C_4O_6 + 6\,aq\Big)$; bei schneller Ausscheidung klinorhombische Formen von der Zusammensetzung $\left(\begin{matrix}CaO\\CaO\end{matrix}\right\} C_4O_6 + 2\,aq\Big)$; in den Pflanzen kommen Krystalle von beiderlei Systemen vor; die Stammform des klinorhombischen Salzes ist ein Hendyoeder, dessen Gestalten häufig mit rhomboedrischen Formen verwechselt wurden[5]). Die Krystalle des oxalsauren Kalkes wirken stark auf das polarisirte Licht, und können in schwierigeren Fällen mit dessen Hilfe leicht aufgefunden werden. — Die Krystalle sind oft (ob immer?) mit einer dünnen Schicht protoplasmatischer Substanz überzogen (z. B. Wurzel von Phaseolus). Die Krystalldrusen sind nach Sanio stets einem organischen Kern aufgelagert, der zuweilen sofort sichtbar ist, in anderen Fällen nach Auflösung jener in Salzsäure hervortritt und mit Chlorzinkiod sich gelb färbt (Holzner in Flora 1867). Nach Einäscherung und Extraction mit Salzsäure hinterlassen die Raphiden der Aroideen nach Payen Kieselskelete. Holzner (l. c. p. 556) zeigte, dass die in Salzsäure gelösten Raphiden von Scilla maritima nach Uebersättigung mit Ammoniak einen Niederschlag geben, der aus Qua-

1) Das in Circulation begriffene Protoplasma (z. B. in Haaren von Cucurbita) enthält nicht selten schön ausgebildete Krystalle; ihre chemische Zusammensetzung ist noch unbekannt, der Form nach aber ist es wahrscheinlich oxalsaurer Kalk.

2) J. Sachs in Botan. Zeitung 1862. p. 257.

3) Bei Pilzen und Flechten, zumal Krustenflechten, findet sich oxalsaurer Kalk krystallisirt auf der Aussenfläche der Hyphen; die Reaction der Imbibitionsflüssigkeit der Hyphenwände ist unbekannt, aber wahrscheinlich sauer.

4) Holzner in Flora 1864. p. 273, wo auch die Literatur sorgfältig zusammengetragen ist.

5) Genaueres bei Holzner l. c. und Flora 1867.

dratoctaedern in der dem oxalsauren Kalk eigenthümlichen Briefcouvertform besteht. Die Raphiden selbst sind nach Schmidt eine Combination des Quadratoctaeders mit dem quadratischen Prisma, nach Holzner gehören sie aber zum klinorhombischen System. (Ueber die physiol. Bedeutung dieser Krystalle s. III. Buch.)

b) Inulin. Im Zellsaft gewisser Algen (Acetabularia) und mancher Compositen (vielleicht auch vieler andern Pflanzen) findet sich das Inulin, ein der Stärke und dem Zucker nahverwandter Stoff, gelöst. In dem durch Auspressen oder Auskochung gewonnenen Saft fällt es von selbst nach einiger Zeit in Form eines weissen, feinkörnigen Niederschlages zu Boden. Aus Lösungen krystallisirt es in Form sogenannter Sphärokrystalle (Fig. 53 *A*), welche aus strahlig angeordneten krystallinischen Elementen bestehen. Innerhalb der Zellen kann es als feinkörniger Niederschlag durch Austrocknung oder durch rasche Wasserentziehung mittels Alkohol (Fig. 53 *F*) sichtbar gemacht werden. Häufig schlägt es sich schon nach Eintauchen dünner Schnitte des Gewebes in Alkohol in Form kleinerer Sphärokrystalle in den Zellen nieder, die zumal nach Zusatz von Wasser deutlich werden (Fig. 53 *B*); viel grösser erhält man sie, wenn ganze Acetabularien oder grosse Stücke von inulinhaltigen Geweben (Knollen und Stämme von Dahlia und Helianthus tuberosus) längere Zeit in Alkohol oder in Glycerin liegen; im letztern Falle umfasst ein Sphärokrystall sehr häufig viele Zellen des Gewebes (Fig. 53 *E*), ein Beweis, dass die krystallinische Anordnung durch die Zellwände nicht wesentlich gestört wird. Aehnliche Formen wie in *B* (Fig. 53) bilden sich auch, wenn inulinhaltige Gewebe gefrieren; sie lösen sich nach dem Aufthauen im Zellsaft nicht wieder auf. — Da die Sphärokrystalle aus radial gestellten, das Licht doppelbrechenden krystallinischen Elementen bestehen, so zeigen sie im polarisirten Licht das unter solchen Umständen zu Stande kommende Kreuz. Sie sind nicht quellungsfähig, lösen sich in sehr viel kaltem Wasser langsam, in wenig warmem Wasser von 50—55° C schnell; in Kalilösung, Salpetersäure und Salzsäure lösen sie sich leicht, immer von aussen her abschmelzend; durch Kochen in sehr verdünnter Schwefel- oder Salzsäure wird das Inulin sofort in Glycose übergeführt. Iodlösungen (in Alkohol oder Wasser) dringen wohl in die feinen Spalten der Sphärokrystalle ein, bedingen aber keine eigenthümliche Färbung. An

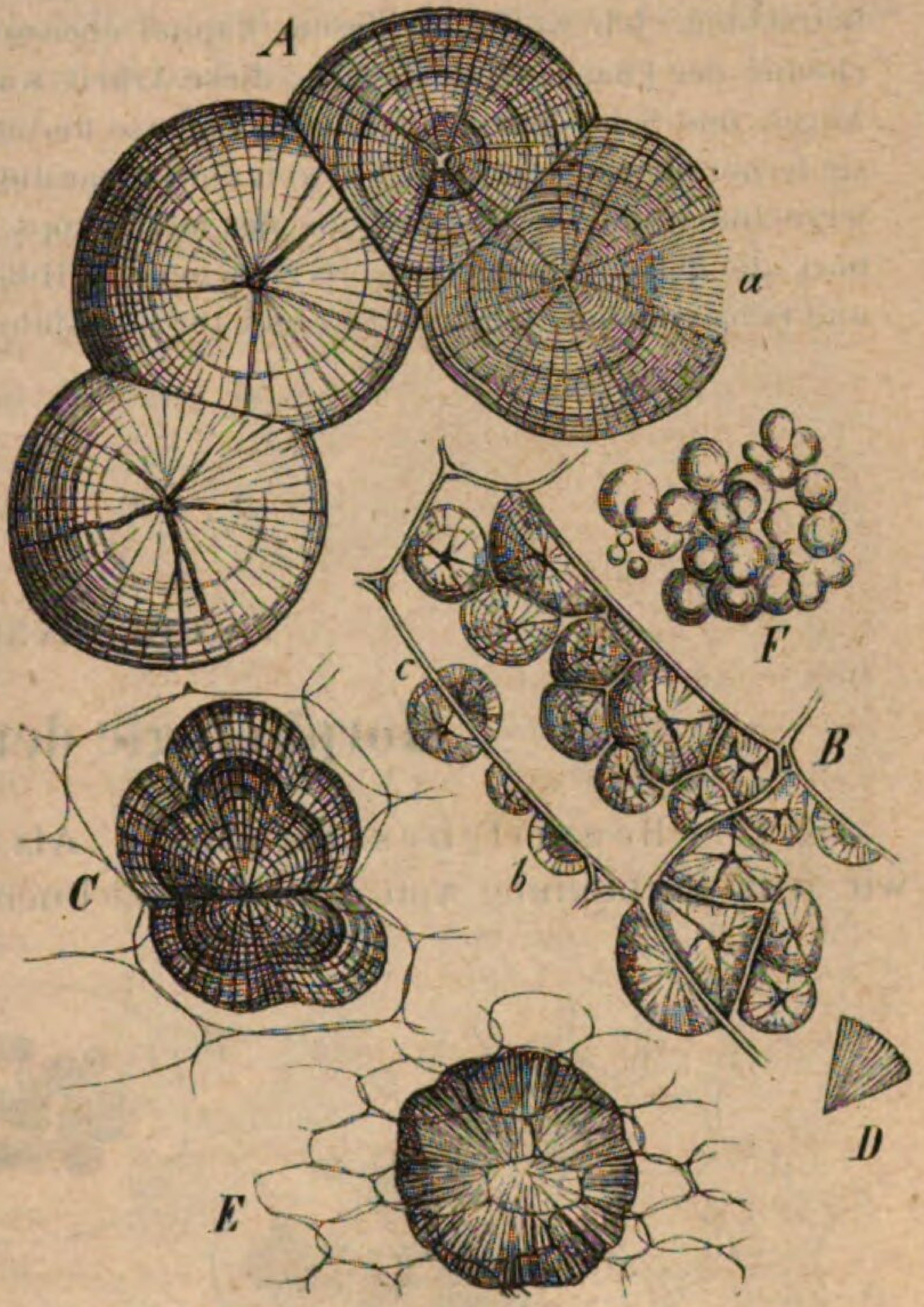


Fig. 53. Sphärokrystalle von Inulin. *A* aus einer wässerigen Lösung nach $2^1/_2$ Monaten abgesetzt; bei *a* beginnende Einwirkung von Salpetersäure. — *B* Zellen der Wurzelknolle von Dahlia variabilis: ein dünner Schnitt hatte 24 Stunden in Alkohol von 90 Proc. gelegen und war dann in Wasser getaucht worden. — *C* zwei Zellen mit halben Sphärokrystallen, die ihr gemeinsames Centrum in der Mitte der trennenden Zellwand haben; aus einem 8 Mill. dicken Internodium am Gipfel einer ältern Pflanze von Helianthus tuberosus, welches längere Zeit in Alkohol gelegen; — *D* Bruchstück eines Sphärokrystalls; — *E* ein grosser, viele Zellen umfassender Sphärokrystall aus einem grösseren Knollenstück von Hel. tub. nach längerem Liegen in Alkohol. — *F* Inulin nach Verdunstung des Wassers aus einem dünnen Schnitt aus dem Knollen von Hel. tub. (nach 500 mal. Vergr.; *E* schwächer vergr.).

diesen Reactionen, sowie an ihrem Aussehen sind die Inulingebilde leicht und sicher zu erkennen[1]).

c) Die anderen, im Zellsaft gelösten oder in den organisirten Theilen der Zellen diffundirten und eingelagerten chemischen Verbindungen will ich hier, da sie nicht in bestimmten Gestalten vorkommen, solche auch bei den Reactionen nicht annehmen, nicht weiter besprechen. Wir werden im III. Buch Gelegenheit haben eine Reihe derselben (die Gerbstoffe[2]), Glycoside, Zuckerarten, ätherischen Oele u. dgl.) von allgemeineren Gesichtspuncten aus zu betrachten. Ich wollte in diesem Kapitel ebensowenig eine Mikrophysik wie eine Mikrochemie der Pflanzenzelle liefern; diese Arbeit wäre auch um so überflüssiger, da sie von Nägeli und Schwendener bereits in extenso und in sehr klarer Form ausgeführt wurde, da sie ferner ebenso wie die Lehre von der Präparation der Pflanzen für die mikroskopische Untersuchung, und der Behandlung des Mikroskops selbst zu den vorbereitenden Studien gehört, die der angehende jüngere Forscher mit Hilfe jenes Werkes (Das Mikroskop von Nägeli und Schwendener, Leipzig 1865 und 1867) ausführlich betreiben muss.

Zweites Kapitel.

Morphologie der Gewebe.

§ 10. Begriffsbestimmung. Als Gewebe im weitesten Sinne können wir jede Verbindung von Zellen bezeichnen, welche von einem gemeinsamen (meist aber nicht gleichartigen) Wachsthum beherrscht wird. Derartige Zellenverbände können auf verschiedene Weise zu Stande kommen. — Die betreffenden Zellen können anfangs isolirt sein, nachträglich während ihres Wachsthums sich berühren und an den Berührungsflächen ihrer Wände so verschmelzen, dass die Grenzfläche zwischen ihnen unkenntlich wird; so geschieht es z. B. bei den durch Theilung entstandenen Schwesterzellen in den Mutterzellen

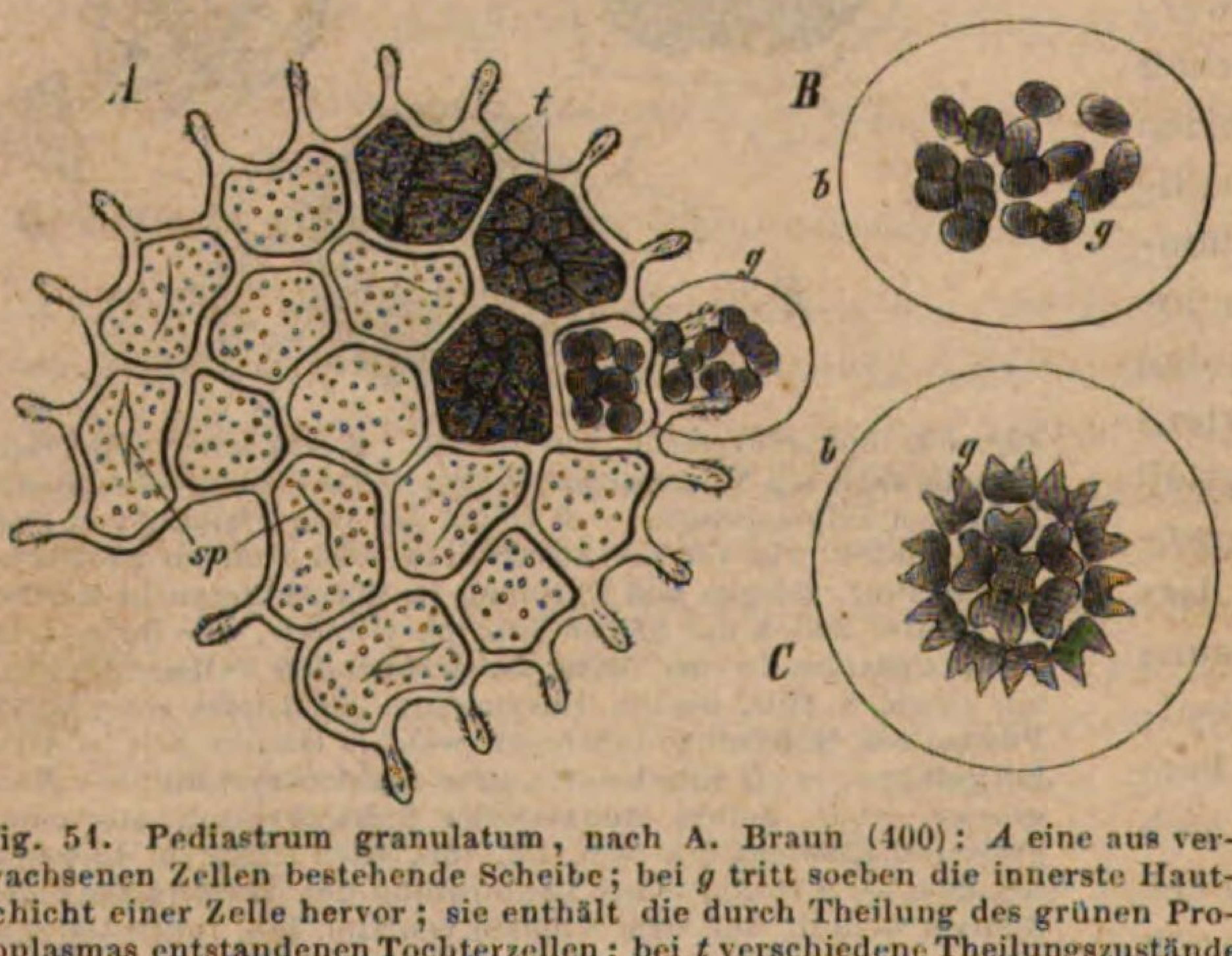


Fig. 51. Pediastrum granulatum, nach A. Braun (400): *A* eine aus verwachsenen Zellen bestehende Scheibe; bei *g* tritt soeben die innerste Hautschicht einer Zelle hervor; sie enthält die durch Theilung des grünen Protoplasmas entstandenen Tochterzellen; bei *t* verschiedene Theilungszustände der Zellen; *sp* die Spalten in den bereits entleerten Zellhäuten. *B* die ganz ausgetretene innere Lamelle der Mutterzellhaut, stark erweitert, (*b*) enthält die Tochterzellen *g*, diese sind in lebhaft wimmelnder Bewegung. *C* dieselbe Zellenfamilie $4^1/_2$ Stunde nach ihrer Geburt, 4 Stunden nach Eintritt der Ruhe der kleinen Zellen; diese haben sich zu einer Scheibe geordnet, welche bereits anfängt, sich zu einer solchen wie in *A* auszubilden.

1) J. Sachs in Botan. Zeitung 1864. p. 77.

2) Das von Hartig entdeckte »Gerbmehl« reducirt sich nach Nägeli und Schwendener auf die Thatsache, dass sich Stärkekörner zuweilen mit Gerbstofflösungen durchtränken und demgemäss reagiren.

von Pediastrum, Coelastrum, Hydrodictyon; die Schwesterzellen zeigen hier innerhalb der Mutterzelle eine längere Zeit andauernde »wimmelnde« Bewegung, bevor sie sich in einer Fläche (Pediastrum) oder in Form eines sackartig hohlen Netzes (Hydrodictyon) an einanderlegen und ein Gewebe bildend fortwachsen.) In ähnlicher Weise verwachsen die im Embryosack der Phanerogamen durch freie Zellbildung entstandenen Schwesterzellen (Endosperm) unter einander und mit der Haut des Embryosackes selbst, um als geschlossenes Gewebe fortzuwachsen und sich durch Theilung zu vermehren.

Bei den Pilzen und Flechten kommt die Gewebebildung dadurch zu Stande, dass dünne, aus Zellreihen bestehende Fäden (die Hyphen) und Zweige derselben von verschiedenem Ursprung neben einander liegend an ihren Spitzen fortwachsen; jeder Faden wächst für sich und mehrt seine Zellenzahl durch Theilung und verzweigt sich vielfach, es geschieht diess aber so, dass die verschiedenen Hyphen an bestimmten Stellen des ganzen Pilz- oder Flechtenkörpers eine übereinstimmende Ausbildung erfahren; so kommen Flächen, Stränge, Hohlgebilde u. s. w. zu Stande, welche, ein gemeinsames Wachsthum zeigend, dennoch aus einzelnen individuell sich entwickelnden Elementargebilden bestehen.



Fig. 55. Theil eines Längsschnitts eines Gastromyceten (Crucibulum vulgare) den Verlauf der Hyphen zeigend; die Zwischenräume derselben sind mit einer wässrigen Gallert erfüllt, die wahrscheinlich durch Verschleimung der äusseren Zellhautschichten der Fäden entstanden ist. Genaueres über die innere Organisation vergl. II Buch: Pilze. Die Abbildung ist halb schematisch insofern die Hyphen für die geringe Vergrösserung des Ganzen (etwa 25) zu dick und nicht so zahlreich sind, wie in der Natur.

Mit Ausnahme der genannten und einiger verwandten Fälle kommt aber die Bildung vielzelliger von gemeinsamem Wachsthum beherrschter Körper im Pflanzenreich immer dadurch zu Stande, dass die durch oft wiederholte in verschiedenen Richtungen erfolgende Zweitheilung aus gemeinsamen Urmutterzellen entstandenen Nachkommen schon durch die Art der Scheidewandbildung von Anfang an im Zusammenhang bleiben; die Zellen sind hier, wenigstens anfangs so vereinigt, dass sie eher als Kammern in einer einheitlich wachsenden Masse erscheinen.

Man könnte die beiden zuerst genannten Formen der Gewebebildung als unechte von der letzten als echter unterscheiden; eine scharfe Grenze besteht aber nicht. In vielen Fällen z. B. ist das Endosperm nur seiner ersten Anlage nach ein unechtes Gewebe durch Verwachsung ursprünglich isolirter Zellen entstanden, in seiner weiteren Fortbildung durch

Zellentheilung wird es zu einem echten Gewebe (z. B. Ricinus u. a. m.); die Herstellung von Gewebeflächen geschieht bei der Berindung mancher Algen und der Gattung Chara durch Fortbildung einzelner Zellenfäden, aber so, dass dadurch Verbände zum Vorschein kommen, welche von echten Geweben nicht mehr zu unterscheiden sind. Man vergleiche ferner Nägeli und Schwendener (Das Mikroskop, II, 563 ff.), über das Wachsthum von Acrochaetium pulvereum, Stypopodium atomarium, Delesseria Hypoglossum und der Moosblätter. (Ueber die Berindung der Ceramiaceen s. Nägeli, Die neueren Algensysteme [Neuenburg 1847], und Nägeli und Cramer: Pflanzenphysiol. Untersuchungen).

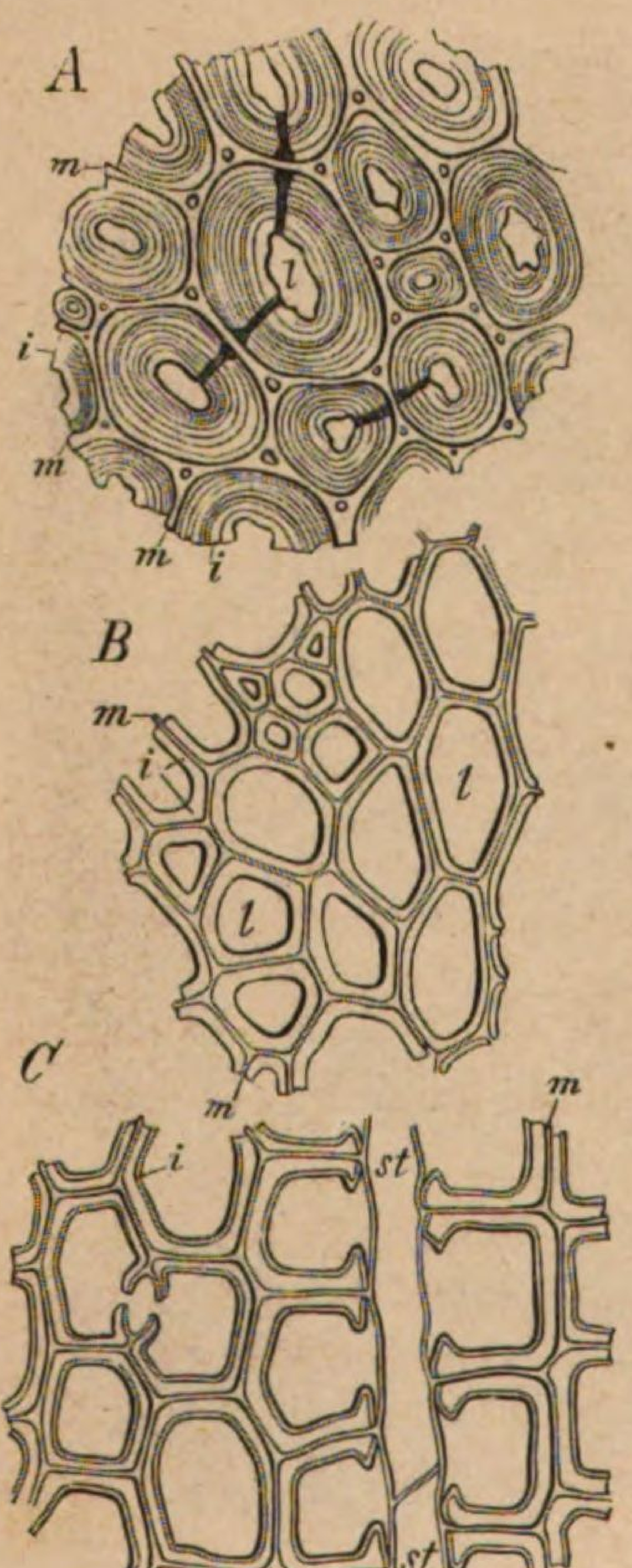


Fig. 56. Querschnitte durch verdickte Zellen mit deutlicher Bildung von Mittellamellen (*m*); *i* ist überall die gesammte, neben dieser liegende Hautsubstanz; *l* das Lumen der Zelle aus welchem der Inhalt entfernt ist. — *A* aus dem Rindengewebe des Stammes von Lycopodium Chamaecyparissus; *B* Holzzellen aus dem innern Theil des Holzes eines jungen Fibrovasalstranges von Helianthus annuus; *C* Holz von Pinus silvestris, *st* ein Markstrahl (800).

§ 11. Ausbildung der gemeinsamen Wandung gewebeartig verbundener Zellen. Ist die Zellhaut zwischen zwei benachbarten Zellen dünn, so erscheint sie auch bei den stärksten Vergrösserungen als einfache Lamelle; zuweilen ist diess auch dann der Fall, wenn sie bereits eine namhaftere Dicke erreicht hat (bei saftigen Parenchymzellen). Gewöhnlich erst wenn die Wandung eine grössere Dicke erreicht, wird es sichtbar, dass die eine Seite der Scheidewand der einen, die andere der anderen Nachbarzellen angehört. Tritt in einer hinreichend verdickten Wand zwischen zwei Gewebezellen Schichtung und schalenartige Differenzirung hervor, so wird jederzeit eine mittlere Lamelle (*m* in Fig. 56) kenntlich, an welcher rechts und links, meist symmetrisch vertheilt, die übrige Zellhautsubstanz in Form von Schichten und Schalen anliegt, so dass die der einen Seite der einen, die der anderen Seite der anderen Nachbarzelle ausschliesslich anzugehören scheinen (*i* in Fig. 56). Es kann so der Eindruck auf den Beobachter entstehen, als ob die um jeden Zellraum concentrisch gelagerten Schichten die ihm allein zukommende Wand darstellten, während die Mittellamelle einer gemeinsamen Grundsubstanz, in welcher die Zellen eingebettet sind, angehörte, oder als ob dieselbe von den benachbarten Zellen ausgeschieden worden sei. Beide Ansichten haben wirklich längere Zeit bestanden, man bezeichnete damals die Mittellamelle als Intercellularsubstanz. Vergleicht man die in Fig. 56 dargestellten älteren Gewebestücke mit den Jugendzuständen derselben, so drängt sich anfangs der Gedanke auf, es könnten die Mittellamellen die ursprünglichen dünnen Wände sein, an welche sich innen durch Apposition die Verdickungsschichten beiderseits angelagert haben; auch diese Ansicht hat ihre Vertreter gefunden, von denen die Mittellamelle als primäre Zellhaut bezeichnet wurde. Dem entsprechend findet man die übrige Verdickungsmasse als secun-

däre, oder wenn sie in zwei Schalen differenzirt ist, als secundäre und tertiäre Haut der Zelle beschrieben.

Die Mittellamelle ist bei verholzten Geweben meist dünn aber stark lichtbrechend und von dichter, nicht quellungsfähiger Substanz; durch Auflösung der übrigen Zellhautsubstanz in concentrirter Schwefelsäure bleibt sie (an feinen Querschnitten) als ein zartes Netzwerk zurück; werden dagegen die Zellen durch Kochen in Kali oder in Salpetersäure isolirt, so geschieht es durch Auflösung jener gegen Schwefelsäure resistenten Mittellamelle, während hier die übrige Zellhautmasse erhalten bleibt (so bei allen Holzzellen und sehr vielen Bastzellen). In anderen Fällen, wie schon in § 4 erwähnt wurde, sind die mittleren Schichten der Scheidewände benachbarter Zellen dagegen verschleimt; die jeden Zellraum unmittelbar umgebende Zellhautschicht ist dicht, sie erscheint als ganze Zellhaut, eingebettet in eine schleimige, quellende, schwach lichtbrechende Grundmasse (die sog. Intercellularsubstanz); sehr reichlich ist diese bei vielen Fucaceen und im Endosperm der Ceratonia Siliqua (Fig. 41); auf einem feinen Querschnitt durch die cambialen Gewebe eines Zweiges von Pinus silvestris sieht man die beiden hier besprochenen Erscheinungen gleichzeitig; die Holzzellen zeigen die dünne dichte Mittellamelle, die jungen Bastzellen scheinen in einer weichen Schleimsubstanz eingelagert, die zumal zwischen den radialen Zellenreihen ziemlich dick und mit feinen stärker lichtbrechenden Körnchen durchstreut ist; beide Gewebeformen aber entstehen aus demselben jungen Gewebe (dem Cambium), dessen Wände einfache dünne Lamellen sind, zwischen denen die Zellräume selbst als ebenso viele Fächer erscheinen. Derartige Objecte sind vozugsweise geeignet die Annahme zu rechtfertigen, dass überhaupt die Bildung dichter oder weicher Mittellamellen nur auf einer Differenzirung der Substanz der Scheidewände während ihrer Verdickung beruht, eine Ansicht, welche alle hieher gehörige Erscheinungen ungemein einfach erklärt und mit dem Wachsthum durch Intussusception innig zusammenhängt.

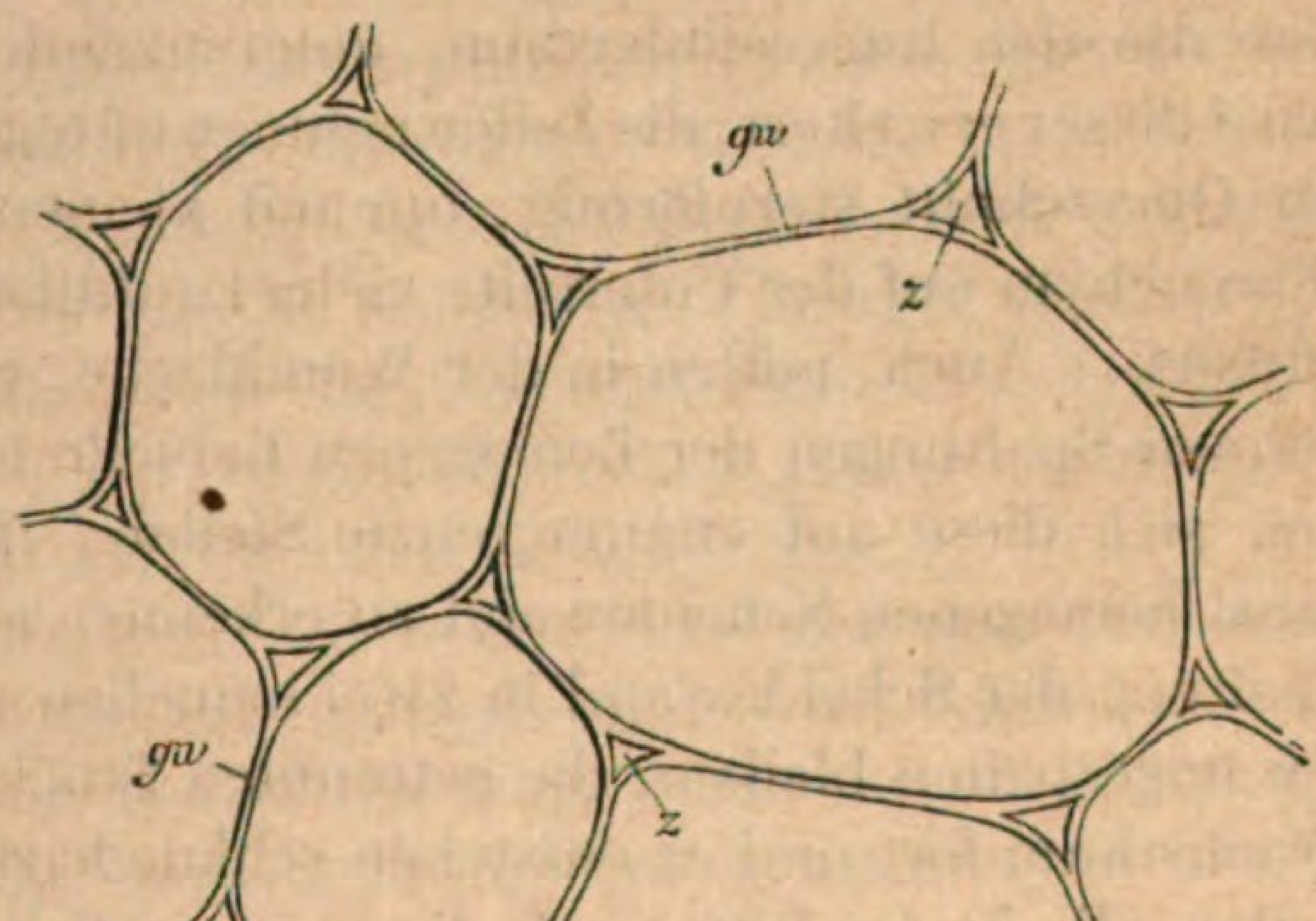


Fig. 57. Querschnitt durch das saftige Parenchym des Stammes von Zea Mais; *gw* gemeinsame Scheidewand je zweier Zellen; *z* durch Spaltung derselben entstandener Intercellularraum (550).

Die dünne, ganz homogene Zellstofflamelle, welche die jungen Zellen begrenzt, lässt niemals eine Sonderung in zwei Lamellen erkennen, niemals ist die Grenze zweier Zellen durch eine die Scheidewand halbirende Spalte angedeutet; dennoch tritt eine solche Spaltung der noch sehr dünnen Lamelle oft stellenweise später, bei rascherem Flächenwachsthum ein, so bei der Bildung der Intercellularräume des grosszelligen, saftigen Gewebes (Parenchyms) der Gefässpflanzen, der Entstehung der Spaltöffnungen u. s. w. Fig. 57 zeigt einige erwachsene Parenchymzellen aus dem Stamme von Zea Mais im Querschnitt; die Zellen waren anfangs von völlig ebenen Wänden begrenzt, die unter fast rechten Winkeln zu-

sammenstiessen. Mit zunehmendem Wachsthum tritt ein Streben zur Abrundung der polyedrischen Formen ein, das ungleichförmige Wachsthum führt offenbar zu Spannungen, die dadurch ausgeglichen werden, dass an der Linie, wo eine Wand die andere schneidet, die Cohaesion im Inneren der Hautsubstanz aufgehoben wird; es entsteht ein Riss, welcher den angedeuteten Verhältnissen entsprechend die Form eines dreiseitigen Prismas mit concaven Seiten annimmt (Fig. 57 *z*); er füllt sich mit Luft, und stellt nun einen der so gewöhnlichen Intercellularräume her, die im Paren-

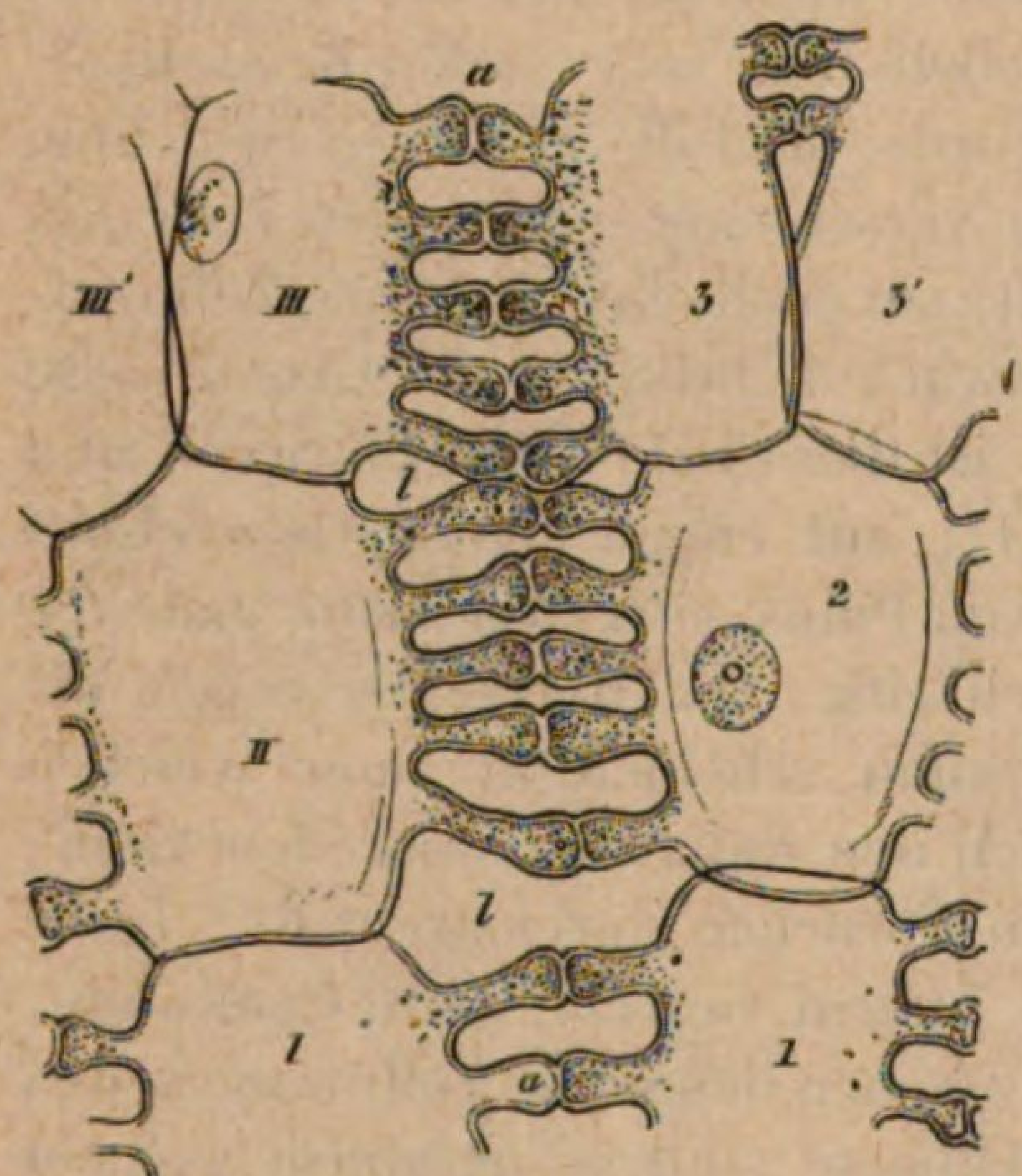


Fig. 58. Zwei radial verlaufende Zellreihen (*I*, *II*, *III* und 1, 2, 3) des Rindenparenchyms der Wurzel von Sagittaria sagittifolia im Querschnitt; *a* die Ausstülpungen, *e* die Hohlräume zwischen diesen (etwa 350).

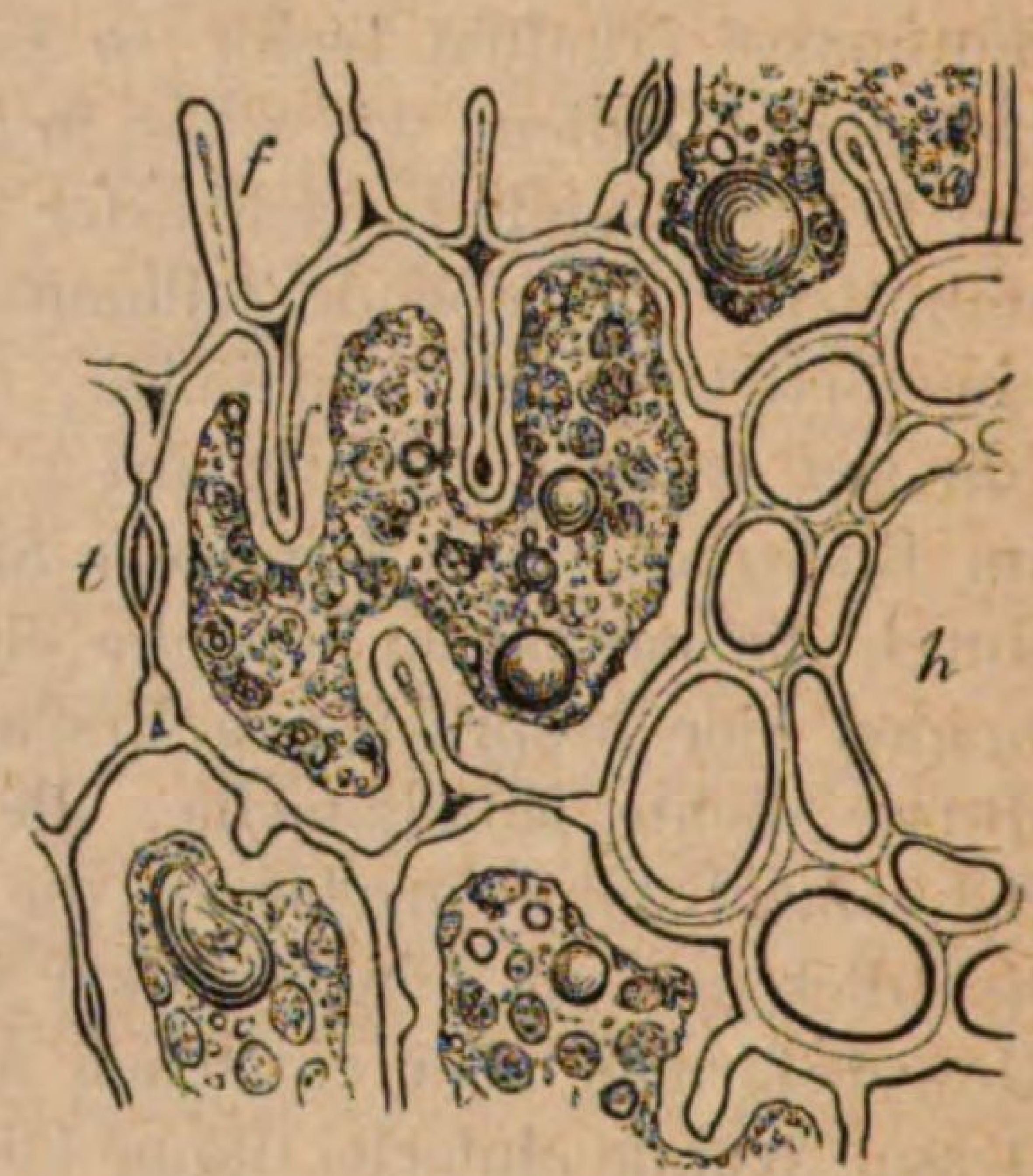


Fig. 59. Aus einem Querschnitt des Blattes von Pinus pinaster; *h* Hälfte eines Harzganges: links daneben Chlorophyllführende Parenchymzellen mit Einfaltungen *f* der Haut; *t* tüpfelähnliche Bildungen (der Inhalt der Zellen durch Glycerin contrahirt, er enthält Oeltropfen) 800.

chym ein continuirliches System von engen Canälen bilden. Nicht selten wachsen nun die den Intercellularraum umgrenzenden Wandstücke lebhaft fort; dadurch wird dieser erweitert, die Zellen nehmen unregelmässige Umrisse an oder erscheinen im Querschnitt sternförmig, nur mit kleinen Flächenstücken einander berührend (Parenchym auf der Unterseite vieler Laubblätter an Dicotylen, Stengel von Juncus effusus). Auch mitten in der Wandfläche, wo keine andere Wand sie schneidet, können Spaltungen der homogenen Lamelle örtlich eintreten, zuweilen beschränken sich diese auf engumgrenzte Stellen, die dann als flache Höhlungen in der sonst homogenen Scheidewand zu erkennen sind. [1]) In anderen Fällen erfolgt die Spaltung der Scheidewand in zwei Lamellen so, dass nur einzelne rundliche Stellen ungespalten bleiben, die getrennten Stücke wachsen lebhaft durch intercalares Wachsthum fort und es entstehen schlauchartige Ausstülpungen der benachbarten Zellen, die in der Mitte noch die ursprünglich ungespaltenen Hautstücke als Schei-

1) Ich möchte hierher die von Anderen als gehöfte Tüpfel bezeichneten Bildungen im Blattparenchym von Pinus Pinaster rechnen (vergl. Fig. 59 *t* und die betreffende Abbildung bei den Coniferen im II. Buch). Dass diese Bildungen keine gehöften Tüpfel sind, folgt mit Wahrscheinlichkeit aus dem Umstande, dass sie innerhalb des äusseren Hofes zuweilen (auf der Flächenansicht) zwei Tüpfel zeigen; diese sind wahrscheinlich nicht durchbohrt.

dewände erkennen lassen (Fig. 58). In noch anderen Fällen folgt auf die partielle Spaltung der Scheidewand ein örtliches Wachsthum der beiden Lamellen (oder nur einer) so, dass eine in den Zellraum hineinwachsende Einfaltung entsteht, wie Fig. 59 *f* zeigt. Bei manchen Arten der Gattung Spirogyra endlich spaltet sich die Querwand zwischen je zwei Zellen in zwei Lamellen, deren jede nun in eigenthümlicher Weise wächst, es wird eine Einstülpung nach dem Inneren der Zelle hin gebildet, die dann, wenn die Nachbarzellen sich trennen, etwa wie ein vorher eingestülpter Handschuhfinger herausgestülpt wird. — Wenn bei allseitig verbundenen Gewebezellen die einfachen Wände sich überall (wohl immer an den anfänglichen Intercellularräumen ausgehend) in zwei Lamellen spalten und sich abrunden, so tritt auf diese Weise eine völlige Auflösung des Gewebes in isolirte Zellen ein, das Gewebe wird zu einem blossen Zellenhaufen; so geschieht es im Fleische reifer saftiger Früchte (z. B. bei den Schneebeeren im Winter); künstlich kann diese Trennung zuweilen durch anhaltendes Kochen in Wasser herbeigeführt werden (Kartoffelknollen).

Diese Spaltungen der Zellhaut haben manche Schriftsteller zu der Annahme veranlasst, dass dieselbe gleich anfangs, obgleich es optisch nicht zu erkennen ist, aus zwei Lamellen bestehe; diese Annahme ist aber überflüssig, denn es genügt, dass durch das ungleichförmige Wachsthum Spannungen entstehen, welche die Cohaesion in der Mitte der Hautdicke, wo sie wahrscheinlich ohnehin geringer ist, unterbrechen; die Entstehung der Scheidewände in Gewebezellen, die durch Zweitheilung sich vermehren, fordert keineswegs die Annahme, dass sie aus zwei Lamellen ursprünglich zusammengesetzt seien; in diesem Falle würde man bei sorgfältiger Erwägung der Verhältnisse solcher Gewebe, wo zahlreiche Theilungen einander folgen und später Intercellularräume auftreten, zu ungemein complicirten Annahmen (die noch dazu dem Wachsthum durch Intussusception widersprächen) hingeführt werden. Selbst in solchen Fällen, wo der Gewebeverband der Zellen durch Verwachsung ursprünglich getrennter Zellen (die nicht Schwestern sind) zu Stande kommt, ist die Vereinigung der Häute so innig, dass keine Grenzlinie mehr wahrzunehmen ist und die Bildung einer Mittellamelle auch in solchen Fällen[1]) beweist, wie die Bildung der Mittellamelle überhaupt, dass die hypothetische Grenzfläche nicht besteht, dass die Spaltung der homogenen Lamelle eine Folge verschiedenen Wachsthums auf ihren beiden Seiten ist. Sowohl die Art und Weise, wie die Spaltungen der homogenen dünnen Scheidewände auftreten, als auch die Bildung der Mittellamelle dicker Wände sprechen gegen die Annahme einer ursprünglich doppelten Scheidewand bei den Gewebezellen. [2])

Die Spaltung der Scheidewände und das Wachsthum der nun getrennten Lamellen derselben führt zu mannigfaltigen Configurationen im Inneren der Gewebe, die man sämmtlich unter den Begriff der Intercellularräume subsumiren kann. Dahin gehören vor Allem die grossen luftführenden Lücken im Gewebe vieler Wasser- und Sumpfpflanzen (Nymphaeaceen, Irideen, Marsiliaceen u. v. a.),

1) Beispiele s. bei Hofmeister: Handbuch I. p. 262—263.

2) Eine weitere Ausführung dieses Satzes ist hier nicht möglich. Ich erinnere hier nur an die Spaltbarkeit der Krystalle, als an einen analogen Fall; die Spaltungsflächen sind durch die Molecularstructur vorgezeichnet, aber zwischen ihnen und wirklichen noch so feinen Spalten ist ein grosser Unterschied.

die Bildung des Hohlraums zwischen Kapselwand und Sporensack in der Frucht der Laubmoose. [1]) — Nicht selten knüpfen sich an die Entstehung von Intercellularräumen eigenthümliche Wachsthumsvorgänge der sie begrenzenden Zellen; ich will hier nur drei sehr verschiedene Beispiele dafür anführen: die Bildung der Spaltöffnungen, die Athemhöhlen der Marchantien, die Harz- und Gummigänge (s. unten).

Aber noch auf ganz andere Weise trägt das Verhalten der Scheidewand zweier Zellen zur Herstellung luft- oder saftführender Canäle bei, welche ähnlich den luft- oder saftführenden Intercellularräumen, continuirliche Systeme in der Gesammtmasse eines Pflanzenkörpers bilden können: es geschieht dadurch, dass die Scheidewände benachbarter Zellen theilweise oder ganz aufgelöst werden; dadurch werden die Höhlungen langer Zellengänge eines Gewebes in offene Verbindung gesetzt, die einzelnen Zellen selbst werden zu den Gliedern schlauchartiger oder röhrenförmiger Gebilde; Unger hat dieselben treffend als Zellfusionen bezeichnet. Im Holz der Fibrovasalstränge werden solcherart die Gefässe (Tracheiden Sanio's) gebildet, deren Protoplasma und Zellsaft verschwindet; sie führen Luft; im Bastkörper der Fibrovasalstränge dagegen kommt die theilweise Resorption der Querwände seltener zu Stande, auch wird hier der wässrig schleimige Inhalt der Zellen nicht durch Luft ersetzt; die zwischen den Zellen einer Reihe hergestellte Communication dient vielmehr einer rascheren Bewegung des saftigen Inhalts auf weitere Strecken hin; diese in morphologischer Beziehung den Holzgefässen vergleichbaren Zellfusionen sind die Siebröhren. Auch die Milchsaftgefässe sind als Zellfusionen zu bezeichnen; sie entstehen durch sehr frühzeitige und vollständige Auflösung der Scheidewände benachbarter Zellen geradliniger oder vielfach verzweigter Zellenzüge im Inneren verschiedener Gewebesysteme.

Hier sollten indessen die Zellfusionen nur des Contrastes wegen den Intercellularräumen entgegengestellt werden, eine genauere Betrachtung derselben wird sich besser der Darstellung der Gewebesysteme anschliessen (s. § 13).

a) »Intercellularsubstanz und primäre Zellhaut.« Diese oben berührten Fragepuncte konnten nur so lange zu verschiedenen Ansichten führen, als man noch annahm, die ursprüngliche, dünne Lamelle zwischen zwei benachbarten Gewebezellen sei doppelt, und so lange man glaubte, die Schichtung der Haut werde durch Apposition neuer Schichten herbeigeführt. — Der Ausspruch, die ursprüngliche dünne Scheidewand zwischen zwei Gewebezellen sei eine Doppellamelle, kann doch nur zweierlei Sinn haben: entweder man meint, die Lamelle bestehe aus Molecularschichten und zwei derselben enthielten zwischen sich die ideale Grenzfläche beider den Nachbarzellen zukommenden Lamellen; oder aber man meint, es bestehe daselbst wirklich eine Unterbrechung des molecularen Zusammenhangs, es sei von Anfang an eine wirkliche Spalte da; die letzte Annahme ist ungerechtfertigt, da sie auf keiner Beobachtung beruht, ihr widerspricht zudem die Wahrnehmung schwacher Grenzlinien zwischen Schichten, die dennoch molecular vereinigt sind und keine Spalten zwischen sich haben, so die Schichten dicker Zellhäute und der Stärkekörner; hier sind keine Spalten und dennoch sieht man die Schichtgrenzen, warum sollte man die supponirte wirkliche Spalte in der ursprünglichen Scheidewand nicht sehen? — Nimmt man

1) Die weiten Luftcanäle im Stamm der Equiseten, Gräser, Alliumarten, Umbelliferen, Compositen entstehen dagegen durch Aufhören des Wachsthums innerer Parenchymmassen und Vertrocknen derselben, während die umliegenden Gewebe fortwachsen; jene werden zerrissen.

nun die erste Alternative als richtig an, betrachtet man die Zusammensetzung aus zwei Lamellen als eine bloss ideale, so handelt es sich fortan um einen blossen Wortstreit, bezüglich der Intercellularsubstanz; denn ist die ursprüngliche homogene Scheidewand, wenn auch aus Molecularschichten bestehend, doch überall durch Molecularkräfte zusammengehalten, die supponirte Grenzfläche keine Unterbrechung der Molecularstructur, so erscheint die Einlagerung einer differenten Substanz (Intercellularsubstanz) daselbst als ein Vorgang des gewöhnlichen Wachsthums durch Intussusception. — Dass auch bei nachträglicher Zusammenlagerung vorher getrennter Zellen die Grenzlinie verschwindet, beweist, dass die äusseren Molecularschichten bereits vorhandener Zellhäute noch in moleculare Verbindung treten können. Wird nun in solchen Fällen später eine differente Mittellamelle gebildet, so ist das der schlagendste Beweis gegen die Deutung derselben als primäre Zellhaut. Man versuche es ferner, die Theorie der primären Zellhaut festhaltend, auf dem Papier die Verhältnisse eines sich entwickelnden Holzgewebes z. B. Schritt für Schritt zu construiren, so wird man sofort auf Schwierigkeiten stossen, welche bei der Annahme, dass die Mittellamelle einfach das Resultat nachträglicher Differenzirung der Zellhaut ist, nicht auftreten.[1])

b) Nachtrag zu den Intercellularräumen. Mit der Entstehung der Letzteren hängt, wie erwähnt, sehr oft eine eigenthümliche, von dem übrigen Gewebe ganz verschiedene Ausbildung der auseinanderweichenden Zellen zusammen, so dass der Intercellularraum sammt seiner Umgebung gewissermassen eine besondere Gewebeform oder ein Organ zu bestimmtem Zweck darstellt. Die Betrachtung einiger derartiger Fälle wird besonders geeignet sein, dem Anfänger zu zeigen, wie auch auf dem Gebiete der Gewebebildung morphologisch ähnliche oder gleichwerthige Vorgänge zu physiologisch ganz verschiedenen Resultaten führen; ein Satz den wir im 3ten Kapitel und im III. Buch ausführlicher und allgemeiner behandeln werden.

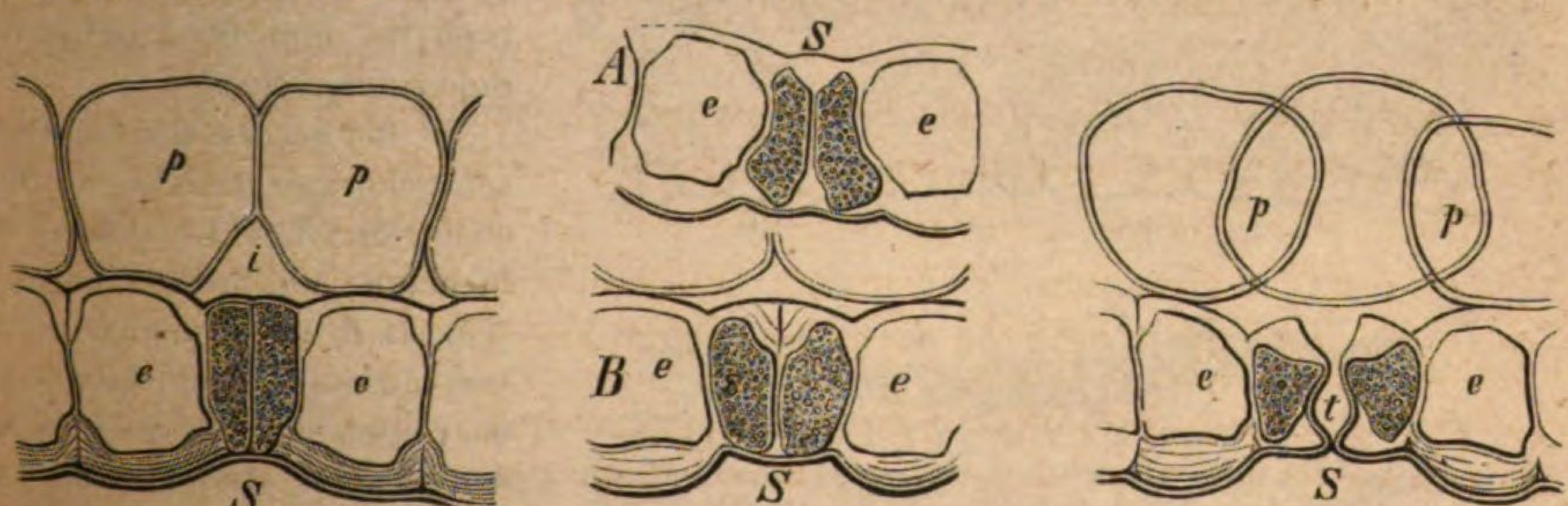


Fig. 60—63. Entwicklung der Spaltöffnungen des Blattes von Hyacinthus orientalis, im Querschnitt gesehen (800).

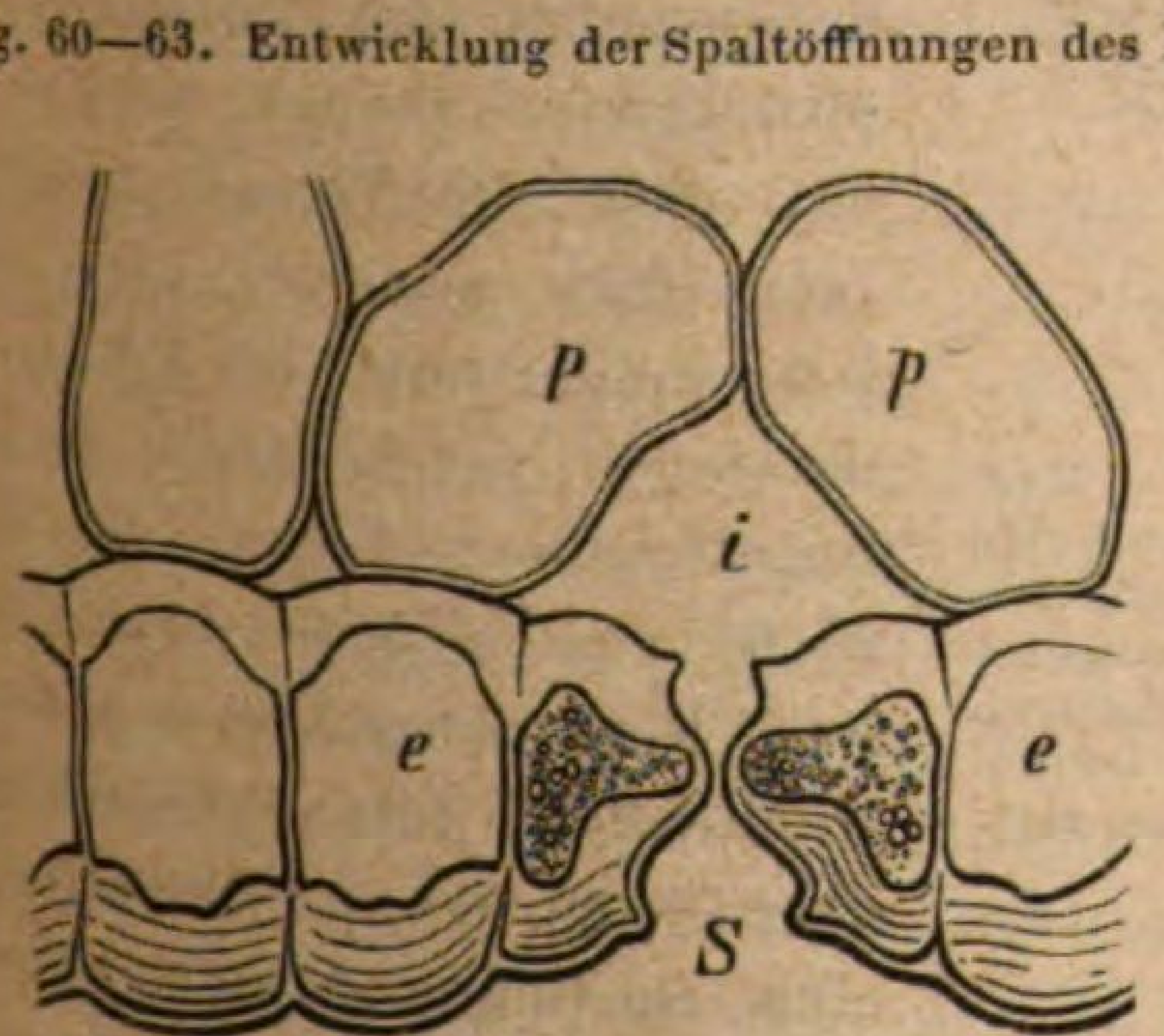


Fig. 63.

1) Unter den Begriff der Intercellularräume fällt auch die Spalte der Spaltöffnungen der Epidermis, und ihre Entstehung ist besonders geeignet, einen Einblick in die Bildung eines Intercellularraumes zu gewähren. Ich wähle die Spaltöffnungen auf den Blättern von Hyacinthus orientalis als Beispiel. Fig. 60 — 63 sind Querdurchschnitte, senkrecht auf der Oberfläche des Blattes; *ee* überall die Epidermiszellen, *pp* das Blattparenchym. Die Spaltöffnung (*S*) bildet sich aus einer kleineren Epidermiszelle, welche sich durch

1) Man vergl. ferner H. v. Mohl: Die vegetabil. Zelle p. 196. — Wiegand: Intercellularsubstanz und Cuticula; Braunschweig 1850. — Schacht: Lehrbuch der Anat. und Phys. I. p. 108. — Hofmeister: Handbuch I. p. 266.

eine senkrecht auf der Blattfläche stehende Wand in zwei gleiche Schwesterzellen theilt; in Fig. 60 *S* hat dies so eben stattgefunden; die Scheidewand ist gebildet,[1]) sie erscheint als sehr dünne einfache Lamelle; diese Letztere gewinnt bald grössere Dicke und besonders da, wo sie aussen und innen die Wand der Mutterzelle rechtwinkelig trifft, verdickt sie sich stärker (Fig. 61 *A*); anfangs erscheint die Verdickungsmasse völlig homogen; später erkennt man eine Andeutung von Schichtung und die erste Spur einer Trennung der noch einfachen Lamelle in zwei Lamellen (Fig. 61 *B*); in Fig. 62 (*t*) ist die Spaltung bereits vollendet, die getrennten Lamellen wachsen nun in eigenthümlicher Weise fort, so dass eine in der Mitte enge, aussen und innen erweiterte Spalte zu Stande kommt, welche den Intercellularraum *i* (die Athemhöhle) mit der äusseren Luft verbindet (Fig. 63). Es ist der Erwähnung werth, dass vor der Theilung der Mutterzelle bereits eine deutliche, nicht allzudünne Cuticula diese gleich den Nachbarzellen der Epidermis überzieht. Sie ist zumal auch in dem Zustand *B* Fig. 61 noch in ihrer Continuität kenntlich; bei der Spaltung der Scheidewand in zwei Lamellen reisst sie zuletzt durch (Fig. 62), und durch Cuticularisirung der äussersten Schicht der nun getrennten Lamellen setzt sich die Cuticula später auf die Spaltflächen fort (Fig. 63). Die Verfolgung der Entstehung der Spaltöffnung auf Flächenansichten zeigt, dass die Spaltung der Scheidewand nicht durch ihre ganze Fläche sich erstreckt, dass vielmehr oben und unten (das Blatt senkrecht gedacht) ein Theil derselben als einfache Lamelle erhalten bleibt (vergl. § 13. Fig. 73). Die beiden den Spalt umschliessenden Zellen (die Schliesszellen) unterscheiden sich nicht nur durch diese eigenthümliche Art der Theilung und des Wachsthums von den übrigen Epidermiszellen, sie sind auch durch ihren Chlorophyll- und Stärkegehalt von ihnen unterschieden.

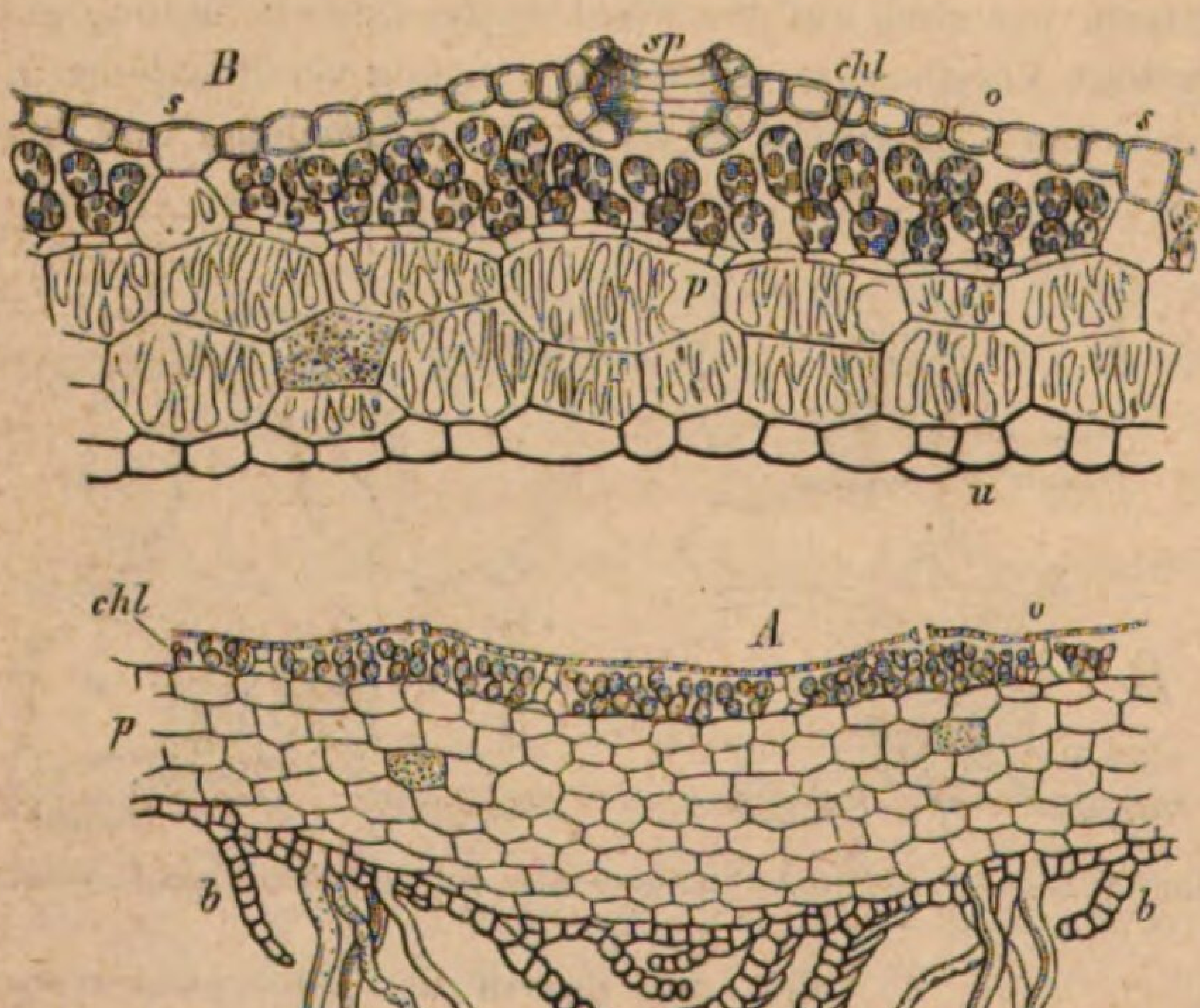


Fig. 64. Querschnitte durch den horizontalen Thallus von Marchantia polymorpha; *A* mittlere Partie, auf der Unterseite mit den blattartigen Anhängseln *b* und Wurzelhaaren *h* (30); *B* Randpartie des Thallus stärker vergrössert. — *p* farbloses, netzartig verdicktes Parenchym; *o* Epidermis der Oberseite; *chl* die Chlorophyllhaltigen Zellen; *sp* Spaltöffnungen; *s* Scheidewände zwischen den breiten Intercellularräumen; *u* untere Epidermis mit dunkel gefärbten Zellwänden.

2) Bei der zu den Lebermoosen gehörigen Familie der Marchantieen ist die Entstehung und Structur der Spaltöffnungen *sp* (Fig. 64 *B*) viel complicirter, davon indessen später; hier sei nur hervorgehoben, dass schon vor der Anlegung derselben die Epidermiszellen sich von den darunterliegenden ablösen und zwar so, dass die Trennungsflächen (von oben gesehen) rhomboidische Felder unter der Epidermis darstellen, welche durch Wände ungetrennter Zellen (*s s* Fig. 64 *B*) von einander abgegrenzt sind. Diese ganze Zellenschichten trennenden Intercellularräume, deren jeder in seiner Mitte durch eine Spaltöffnung nach aussen mündet, sind nun dazu bestimmt, das chlorophyllhaltige Gewebe dieser Pflanzen in sich aufzunehmen. Die den Boden des flächenartig ausgebreiteten Intercellularraumes darstel-

1) Zellkerne konnte ich unmittelbar vor und längere Zeit nach der Theilung nicht bemerken.

lende Zellschicht nämlich treibt (nach wiederholten Theilungen senkrecht zur Fläche) Ausstülpungen aufwärts in den Hohlraum; diese wachsen, ähnlich manchen Fadenalgen fort, theilen und verzweigen sich und bilden Chlorophyllkörner, während alles übrige Gewebe dieser Pflanzen kein Chlorophyll erzeugt.

3) Die Entstehung der Harz- und Gummigänge [1]) beruht ebenfalls auf der Bildung von Intercellulargängen mit besonderer Ausbildung der sie umgrenzenden Zellen. Da ich auf ihr sonstiges Verhalten noch zurückkomme, so genügt es, das zu unseren gegenwärtigen Be-

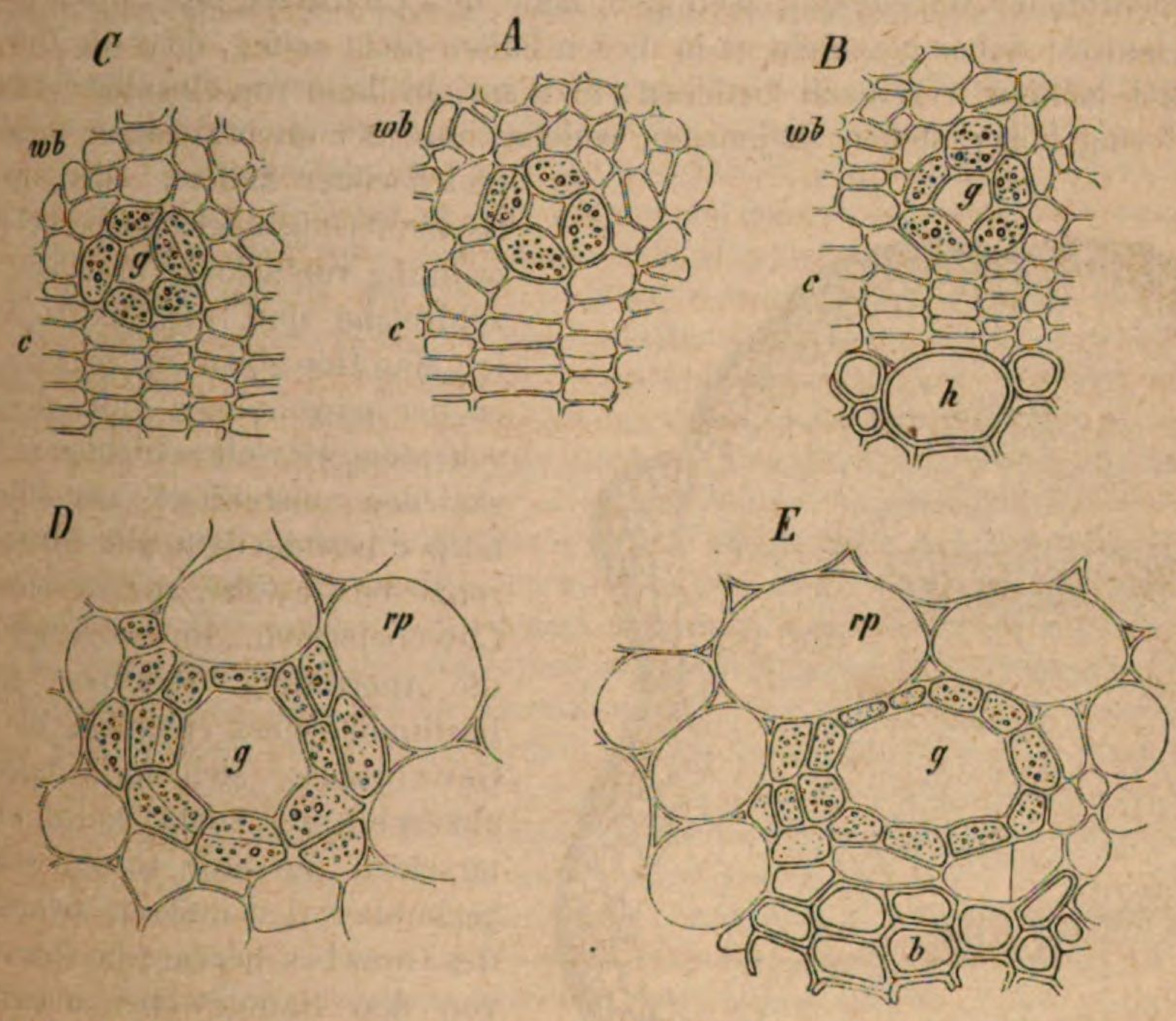


Fig. 65. Saftführende Intercellulargänge im jungen Stamme von Hedera Helix (Querschnitt 800). *A*, *B*, *C* zeigen junge Gänge, (*g*) an der Grenze von Cambium *c* und Weichbast *wb* gelegen; *h* Holz. — *D* und *E* grössere und ältere Gänge (*g*) an der Grenze von Bast (*b*) und Rindenparenchym (*rp*) liegend.

trachtungen Passende an einem Beispiel hervorzuheben. Fig. 65 zeigt derartige Gänge im Querschnitt junger Stengeltheile von Hedera Helix. Zustände wie in *B*, *C* zeigen deutlich, dass der Intercellularraum durch Auseinanderweichen von 4—5 Zellen entsteht und dass diese letzteren, durch ihren trüben, körnigen Inhalt ausgezeichnet, sich durch Theilungen vermehren; auf eine derartige nachträgliche Vermehrung und entsprechendes Wachsthum der den Gang umgrenzenden Zellen ist auch die Bildung der viel weiteren Gänge (*D* und *E*) zurückzuführen. Durch das Wachsthum der den Intercellulargang umgrenzenden Zellen sowie durch die Art ihrer Theilungen, ihres Inhalts und durch den Umstand, dass sie einen eigenthümlichen Saft in den Gang hinein ausscheiden, erscheint ein derartiges Gebilde als eine individualisirte Partie des Gewebes, die sich von ihrer Umgebung scharf abzeichnet und ihre eigene physiologische Bedeutung hat.

1) Dass diese Gänge Intercellularräume sind und nicht, wie Manche glaubten, durch Auflösung von Zellenreihen entstandene Canäle, wurde allgemein von N. Müller 1867 in Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. V bewiesen.

§ 12. Verschiedenheit der Gewebeformen. Die ganze Masse des Zellgewebes, welches temporär den Körper einer Pflanze darstellt, kann gleichartig oder ungleichartig sein; im ersten Fall sind sämmtliche Zellen einander ähnlich, ihre Verbindungsweise überall gleichartig. Dieser Fall ist im Pflanzenreich selten und nur die einfachsten Gewächse sind so gebaut. Da in einem homogenen, nicht differenzirten Gewebe alle Zellen unter einander gleich sind, so ist ihre Vereinigung zu einem Ganzen physiologisch und morphologisch von sehr untergeordneter Wichtigkeit, weil jede Zelle den Charakter des ganzen Gewebes repräsentirt; daher geschieht es in diesen Fällen nicht selten, dass die Zellen sich wirklich isoliren, vereinzelt fortleben; man spricht dann von einzelligen Pflanzen; nur wenig höher stehen diejenigen, welche aus einer unverzweigten Reihe ganz gleichartiger Zellen, oder aus einer flächenförmigen oder körperlichen Anordnung von solchen bestehen. — Wo zahlreiche und dichtgedrängte Zellen eine Gewebemasse bilden, da ist es der gewöhnliche Fall, dass verschiedene Gewebeschichten sich verschieden ausbilden: der Pflanzenkörper besteht dann aus einem differenzirten Gewebe, aus verschiedenen Gewebeformen. Im Allgemeinen ist die Anordnung derselben dadurch bestimmt, dass einerseits die ganze Gewebemasse sich nach aussen hin abzuschliessen sucht, es tritt ein Unterschied äusserer Gewebeschichten gegenüber der inneren Grundmasse des Gewebes hervor; im Inneren des von den Hautgeweben umschlossenen Körpers aber treten bei höheren Pflanzen abermals Differenzirungen ein, es bilden sich strangförmige Anordnungen von Zellen, umgeben von einem zwischen ihnen und der Haut liegenden Grundgewebe; jene Gewebestränge (in einem bestimmten Fall als Fibrovasalstränge bezeichnet) folgen in ihrem Längsverlauf im Allgemeinen der Axe des stärksten Wachsthums, welches ihrer Differenzirung unmittelbar vorausgeht. Sowohl die Hautschicht als die Stränge und die dazwischen liegende Grundmasse des Gewebes sind aber gewöhnlich in sich nicht gleichartig; das Hautgewebe selbst differenzirt sich in Gewebeschichten von verschiedener Natur, jeder Strang thut dasselbe in verschiedener Weise und meist in noch höherem Grade. Auf diese Art treten bei höheren Pflanzen an die Stelle verschiedener Gewebeschichten Systeme von Gewebeschichten, die wir einfach als Gewebesysteme bezeich-

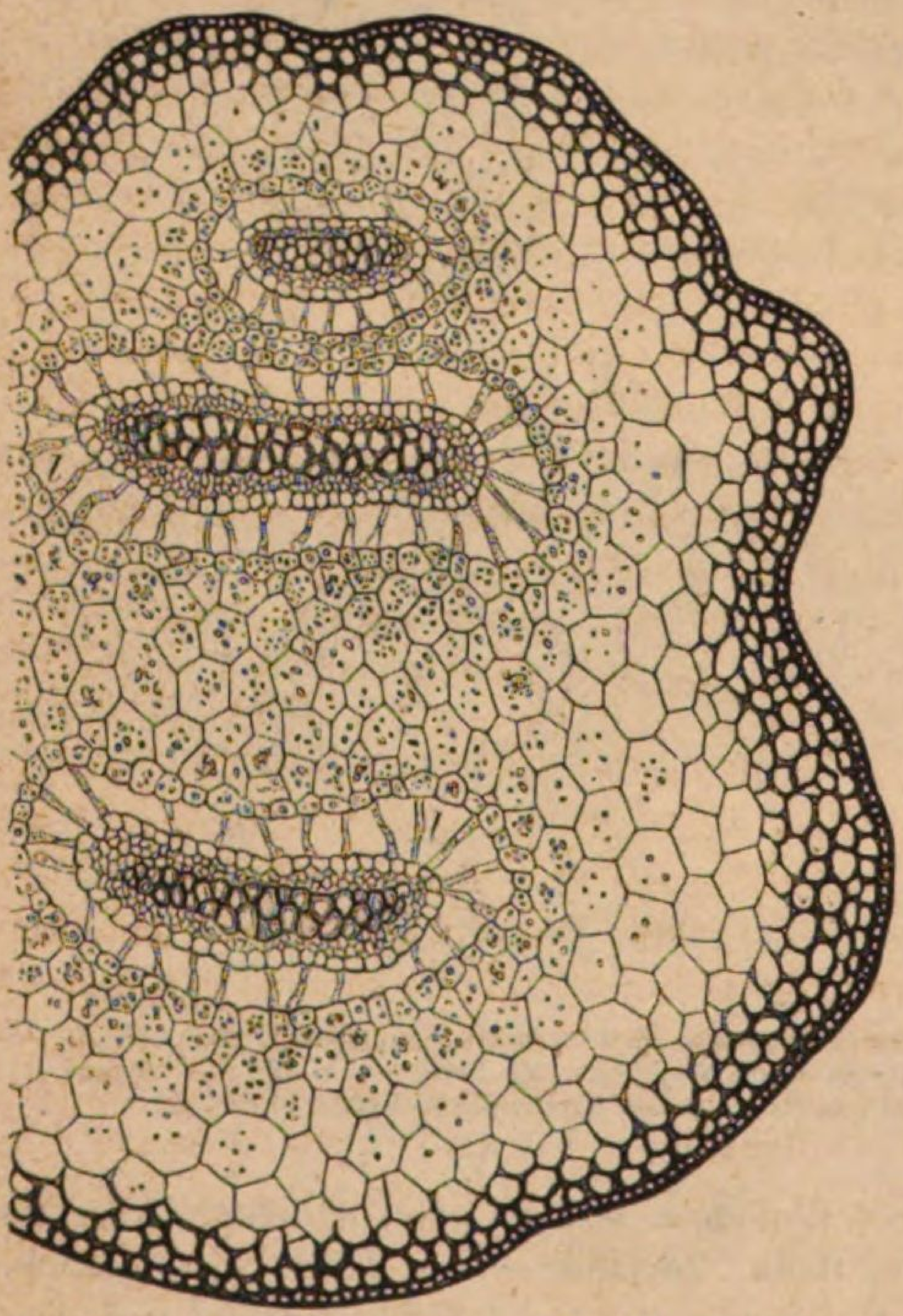


Fig. 66. Querschnitt des Stammes von Selaginella inaequalifolia: Das aus mehreren Zellschichten bestehende Hautgewebe hat dunkel gefärbte dicke Zellwände; das dünnerwandige Grundgewebe umhüllt drei Fibrovasalstränge, die durch grosse Intercellularräume (*l*) von ihm getrennt sind (60).

nen können: wir finden also für gewöhnlich ein Hautsystem, ein Strangsystem und das System des Grundgewebes zwischen ihnen. Aber überall, wo in einem Pflanzenkörper eine derartige Differenzirung der Gewebe hervortritt, da findet diese erst nachträglich statt; ursprünglich besteht die ganze Masse eines wachsenden Pflanzentheils (Stamm, Blatt, Wurzel) immer aus einem gleichartigen Gewebe, aus welchem durch verschiedene Ausbildung seiner Schichten jene Gewebesysteme hervorgehen; man kann dieses noch nicht differenzirte Gewebe der jüngsten Pflanzentheile als Urgewebe jenen anderen gegenüberstellen.[1])

Innerhalb eines jeden Gewebesystems können die Zellen in sehr verschiedener Weise geformt und angeordnet, ihr Inhalt und ihre Zellhaut verschieden ausgebildet sein, sie können in jedem System theilungsfähig oder theilungsunfähig sein.[2]) Sind die Zellen an den Enden zugespitzt und viel länger als breit, zugleich mit ihren Enden zwischen einander eingeschoben, so dass keine Intercellularräume vorhanden sind, dann wird das Gewebe als Prosenchym bezeichnet; sind die Zellen dagegen reihenweise angeordnet, mit breiten Flächen einander begrenzend, dünnwandig, nicht viel länger als breit, und bilden sie Intercellularräume, so stellen sie ein parenchymatisches Gewebe dar. Beiderlei Gewebeformen gehen vielfach in einander über und in dem Gebrauch des Wortes Parenchym herrscht ausserdem bei den Pflanzenanatomen eine peinliche Unbestimmtheit. — Manche Gewebeformen lassen sich überhaupt nicht unter einen dieser beiden Begriffe, wenn sie irgend etwas Bestimmtes bezeichnen sollen, subsumiren; so z. B. das Gewebe der Pilze und Flechten, selbst das der Fucaceen. — Sowohl im Parenchym wie im Prosenchym können die Zellen dickwandig oder dünnwandig, verholzt oder unverholzt, kann der Inhalt saftig oder Luft sein. Es wäre zweckmässig den von Mettenius gebrauchten Namen Sclerenchym dahin zu verallgemeinern, dass man sowohl parenchymatisch wie prosenchymatisch verbundene Zellen, wenn sie nicht nur verdickt, sondern auch hart sind, als Sclerenchym bezeichnete; so hätte man Sclerenchym im Kork, im Grundgewebe (z. B. die dunklen Stränge im Stamm von Pteris aquilina), im Holz; die sogenannten Steinzellen im Fleisch der Birne würden ebenfalls diesen Namen tragen. Mit einem Wort, man sollte mit diesem Namen nicht ein Gewebesystem, sondern nur eine physiologische Eigenschaft bestimmter Zellen eines Gewebesystems bezeichnen. — Sind die Zellen eines Gewebes sämmtlich oder meist theilungsfähig, so ist es ein Theilungsgewebe (Meristem nach Nägeli), sind sie es nicht, so ist es ein Dauergewebe. Das Urgewebe jüngster Pflanzentheile ist immer Meristem und kann als Urmeristem unterschieden werden, da auch in älteren Pflanzentheilen einzelne Gewebepartien merismatisch bleiben oder nachträglich werden, sie können als Folgemeristem bezeichnet werden. Es gab eine Zeit, wo man diese Gewebe als Cambium bezeichnete; die ursprüngliche Bedeutung dieses Wortes aber wird zweckmässig festgehalten; es bedeutet dann speciell nur diejenige merismatische Schicht im Gewebe älterer Pflanzentheile, durch welche

1) Es dürfte nicht überflüssig sein, hier einstweilen zu bemerken, dass Mark und Rinde weder Gewebeformen noch Gewebesysteme, sondern ganz unbestimmte, undefinirbare Begriffe sind; man spricht z. B. von Rinde bei Thallophyten in einem ganz andern Sinne als bei Gefässpflanzen, die Rinde der Monocotylen ist etwas anderes als die der Coniferen und Dicotylen; bei letzteren hat das Wort einen ganz anderen Sinn für junge und für ältere Stammtheile. Aehnlich ist es mit dem Mark. Dergleichen ganz unbestimmte Worte sind nicht auszumerzen und für eine freiere Ausdrucksweise nöthig, nur darf man sie nicht mit anderen confundiren.

2) Eine Aufzählung der Nomenclatur der Gewebe hätte hier keinen Nutzen; ich werde bei der Darlegung des Sachverhaltes selbst theils in den nächstfolgenden Paragraphen, theils auch erst im II. Buche, je nachdem die Betrachtung der verschiedenen Objecte und Verhältnisse es mit sich bringt, auf die Kunstausdrücke hinweisen. Ich halte mich dabei, wenn auch mit geringen Abweichungen, an die von Nägeli (Beiträge zur wiss. Botanik 1858 Heft I) vorgeschlagenen Benennungen und Unterscheidungen.

das Dickenwachsthum der Dicotylen und Coniferen bewirkt wird. — Die Anordnung der Zellen kann entweder eine einfache Zellenreihe liefern, die man als Zellenlinie der Zellfläche gegenüberstellt, wo die Zellen eine aus einer Schicht bestehende Lamelle bilden. Sind die Zellen nach allen Richtungen hin verbunden, so hat man eine körperliche Anordnung, einen Gewebekörper. Ist der letztere in einer Richtung sehr verlängert, wächst er besonders an einem oder beiden Enden fort, und liegt er im Inneren eines anderen Gewebes, so ist es ein Gewebestrang; gewöhnlich sind die Zellen eines solchen in Richtung seiner Länge gestreckt, häufig prosenchymatisch, man hat dann Prosenchymstränge; die wichtigste Form derselben sind die bei den höheren Kryptogamen und Phanerogamen im Grundgewebe verlaufenden Fibrovasalstränge, deren Zellen meist langgestreckt, theils prosenchymatisch sind und welche Gefässe enthalten, d. h. lange Reihen verholzter Zellen, deren Querwände durchbrochen sind.

Gegenüber den Gewebesystemen in dem bisher betrachteten Sinn finden sich häufig noch Systeme von Zellen, welche in der mannigfaltigsten Weise bald im Grundgewebe, bald in den Fibrovasalsträngen und im Hautsystem verlaufen, ohne einem dieser Systeme eigenthümlich anzugehören, es sind dies die Milchsaftgefässe, Schlauchgefässe, die Harz- und Gummigänge; die Drüsen können hier ebenfalls genannt werden. Diese Gewebeformen könnte man als vagirende den in bestimmte Systeme eingeordneten gegenüberstellen.

Da ich im II. Buch ohnehin über die Gewebesysteme der einzelnen Pflanzenklassen zu berichten habe, so genügt es hier, das Allgemeinste herauszuheben.

§ 13. Die Hautgewebe.[1]) Eine Differenzirung von Hautgewebe und innerem Grundgewebe kann selbstverständlich nur an Pflanzen und Pflanzentheilen hervortreten, welche aus einer körperlichen Gewebemasse bestehen; im Allgemeinen ist der Gegensatz beider um so deutlicher, je mehr der betreffende Pflanzentheil der Luft und dem Licht ausgesetzt ist, während unterirdische und submerse Theile ihn in geringerem Grade zeigen; auch ist gewöhnlich bei den zu längerer Lebensdauer bestimmten die Hautbildung eine vollkommenere. Der Unterschied von Haut und Grundgewebe kann nun dadurch hergestellt werden, dass die äusserlichen Zellenschichten bei sonst gleichem morphologischem Charakter nur durch die Dicke und Festigkeit ihrer Zellhäute sich auszeichnen, dabei meist kleiner sind als die tiefer nach innen liegenden; in diesem Falle pflegt eine scharfe Grenze beider Gewebe nicht hervorzutreten, die genannten Unterschiede machen sich nach und nach zunehmend geltend, je mehr die Zellschichten sich der Oberfläche nähern; so ist es unter den Algen gewöhnlich bei den Fucaceen und grösseren Florideen, so bei vielen Flechten und den Fruchtkörpern der Pilze; selbst am Stamm der Laubmoose ist die Hautbildung oft nur in dieser Weise angedeutet. — Eine weitere Ausbildung des Gegensatzes zwischen Haut und innerem Gewebe tritt dann hervor, wenn nicht nur eine scharfe Grenze zwischen beiden liegt, sondern auch eine wesentlich andere morphologische Ausbildung das Hautgewebe von dem inneren unterscheidet. Bei manchen Moosen und allen Gefässpflanzen ist wenigstens eine äussere Zellschicht als Hautgebilde in diesem Sinne zu unterscheiden, sie wird hier Epidermis genannt. An den echten Wurzeln und manchen wurzelähnlichen unterirdischen Stammtheilen, sowie bei vielen submersen Pflanzen überhaupt, ist sie nur wenig verschieden von dem darunter liegenden

1) Durch die Einführung des Begriffes der Hautgewebe in der allgemeinen Fassung, wie ich ihn hier geltend mache, wird, wie ich glaube, einem wirklichen Bedürfniss der Histologie abgeholfen. Jedenfalls wird so eine Reihe histologischer Thatsachen, die bisher vereinzelt aufgeführt wurden, unter einen gemeinsamen und höheren Gesichtspunct gebracht.

Gewebe; bei den meisten Stammtheilen und Blättern aber zeigt sie eine ganz besondere Ausbildung ihrer Zellen, dazu kommen die Spaltöffnungen und Haarbildungen der mannigfaltigsten Art. — In sehr vielen Fällen liegen **unter** der Epidermis Schichten oder Stränge von Zellen, welche zweckmässig mit unter den Begriff der Hautbildungen aufgenommen werden; es sind entweder prosenchymatische dickwandige Faserstränge, welche offenbar zur grösseren Elasticität und Festigkeit der Peripherie des Organs beitragen sollen, oder es sind eigenthümliche Zellenformen, die man als **Collenchym** bezeichnet hat, ausgezeichnet durch die Verdickung ihrer Wände an den Längskanten, wo je drei oder vier Zellen zusammentreffen, und durch die grosse Quellungsfähigkeit dieser Verdickungsmassen; dieses Gewebe ist sehr häufig bei oberirdischen Stengeln und Blattstielen der Dicotylen, und wahrscheinlich trägt es bei zur Steigerung der Gewebespannung, welche zwischen Haut und Grundgewebe bei wachsenden Pflanzentheilen besteht.

Bei langlebigen und mit starkem Dickenwachsthum begabten Pflanzentheilen gewinnt das Hautsystem eine weitere Ausbildung durch die Entstehung des **Korkes**; er entsteht durch nachträglich, oft sehr spät eintretende Zelltheilung in der Epidermis selbst oder in den darunter liegenden Gewebeschichten und durch Verkorkung der neu entstehenden Zellen. Sehr häufig ist die Korkbildung eine sich beständig oder mit Unterbrechungen wiederholende, und wenn dies am ganzen Umfang gleichmässig geschieht, so entsteht eine geschichtete Korkhülle, das Periderm, welches die unterdessen gewöhnlich zerstörte Epidermis ersetzt und als Schutzmittel an Wirksamkeit übertrifft. Nicht selten greift aber die Korkbildung viel tiefer ein; es entstehen Korklamellen tief innerhalb des in die Dicke wachsenden Stammes, es werden Theile des Grundgewebes und der Fibrovasalstränge oder der später aus ihnen hervorgehenden Gewebemassen so zu sagen herausgeschnitten durch Korklamellen; da Alles was ausserhalb einer solchen liegt, abstirbt und vertrocknet, so sammelt sich endlich eine peripherische Schicht vertrockneter Gewebemassen an, welche ihrer Form und ihrem Ursprung nach sehr verschieden sind; dieses an Nadelhölzern und vielen dicotylen Bäumen häufige Gebilde ist die **Borke**, das complicirteste Hautgebilde im Pflanzenreich.

a) Die **Hautbildung der Thallophyten** beschränkt sich meist darauf, dass die Zellen des Grundgewebes, je weiter nach aussen, desto fester und kleiner werden, häufig nehmen die Zellwände dunkle Färbungen an; so die äusseren Schichten des Rindengewebes vieler Flechten, die äusseren Schichten der Peridie bei Gastromyceten und Pyrenomyceten; am Hut mancher Hymenomyceten lässt sich die Hautschicht in grossen Stücken abziehen (Fig. 67). Bei geringer Ausbildung des Unterschieds von Rinde und Mark bei jenen Thallophyten kann es zweifelhaft erscheinen, ob man das äussere Gewebe als Rinde oder als Haut bezeichnen soll; bei grösserer Dicke des Rindengewebes aber ist die Haut von diesem meist zu unterscheiden. So wie bei höheren Pflanzen ist auch bei den Thallophyten die äusserste Zellschicht zur Bildung von Haaren geneigt.

Die Muscineen (Lebermoose, Sumpfmoose, Laubmoose) zeigen bezüglich der Hautbildung eine grosse Mannigfaltigkeit; während bei manchen anderen Lebermoosen kaum Andeutungen einer solchen vorkommen, tritt in der Gruppe der Marchantieen (Fig. 64) plötzlich eine vollständig entwickelte Epidermis mit Spaltöffnungen auf. Bei den Laubmoosen beschränkt sich die Hautbildung am belaubten Stengel darauf, dass die Zellen nach aussen hin enger und dickwandiger werden, dass ihre Wände tiefer roth gefärbt sind; die äusserste Schicht erzeugt oft zahlreiche lange Wurzelhaare. — Bei den Sumpfmoosen (Sphagnum) dagegen nimmt eine äussere Zellschicht des Stammes oder 2—4 solche einen ganz

abweichenden Charakter an; diese Zellen (*e* in Fig. 69) haben dünne farblose Wände, sie sind viel weiter als die des inneren Gewebes; die Wandungen zeigen zuweilen dünne,

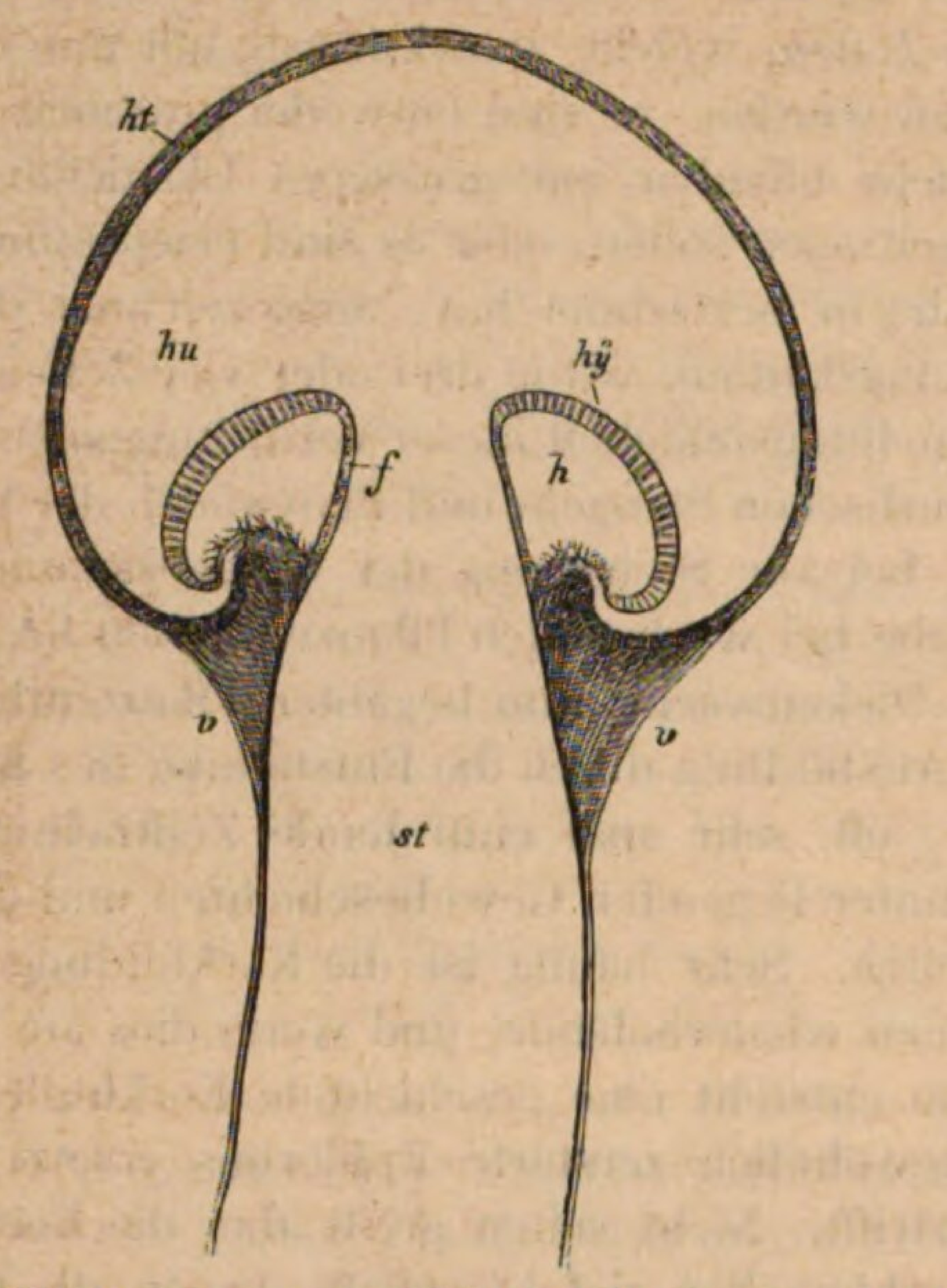


Fig. 67. Fruchtkörper von Boletus flavidus im Längsschnitt, wenig vergrössert: *st* Stiel, *hu* Hut, *hy* Hymenium; *v* Velum; *h* der Hohlraum unter dem Hymenium: *f* Fortsetzung der Hymeniumschicht auf dem Stiel; — *ht* die abziehbare gelbe Haut des Hutes.

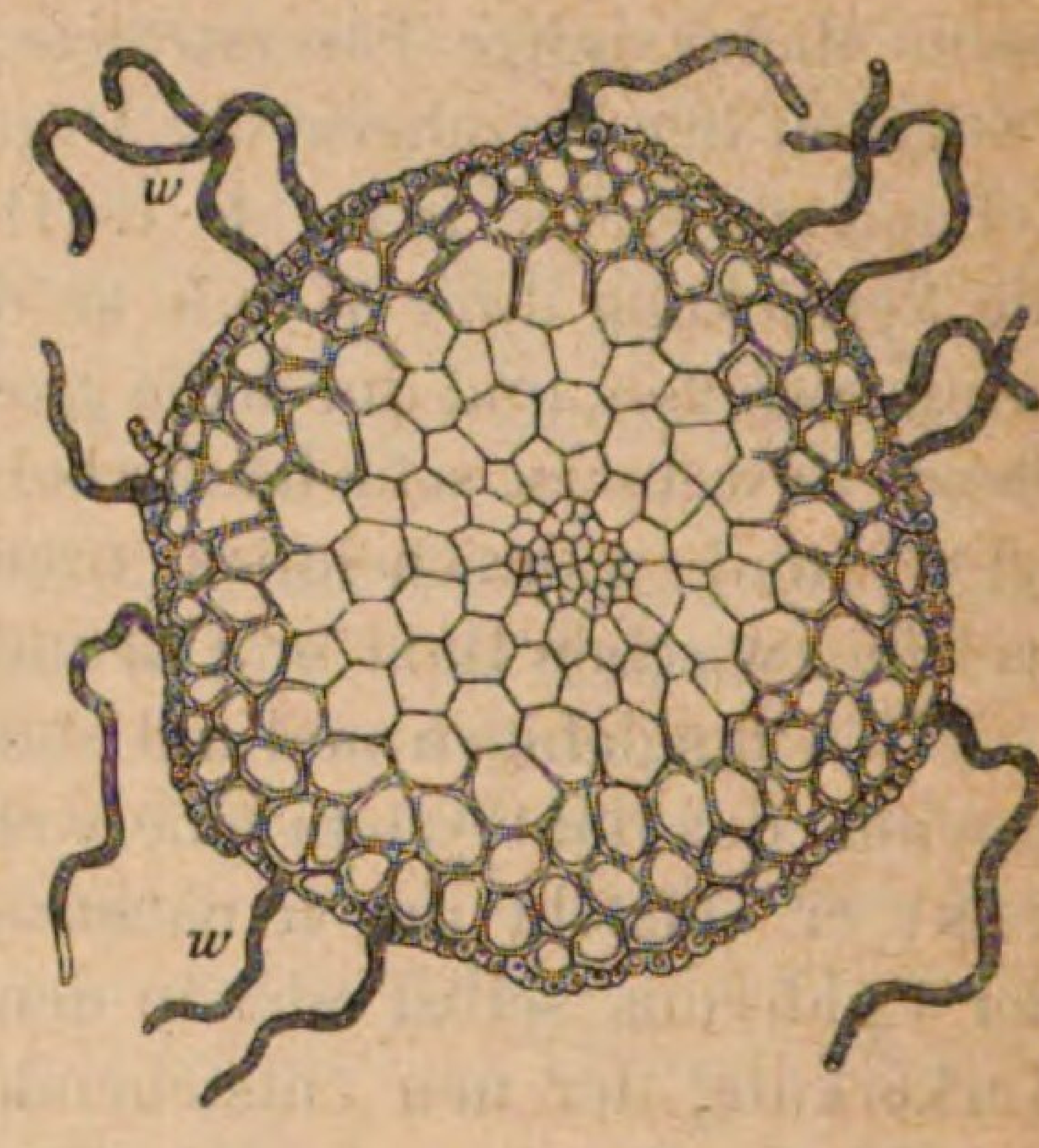


Fig. 68. Querschnitt des Stengels von Bryum roseum (90); *w* Wurzelhaare durch Auswachsen einzelner Zellen der äussersten Zellschicht entstanden.

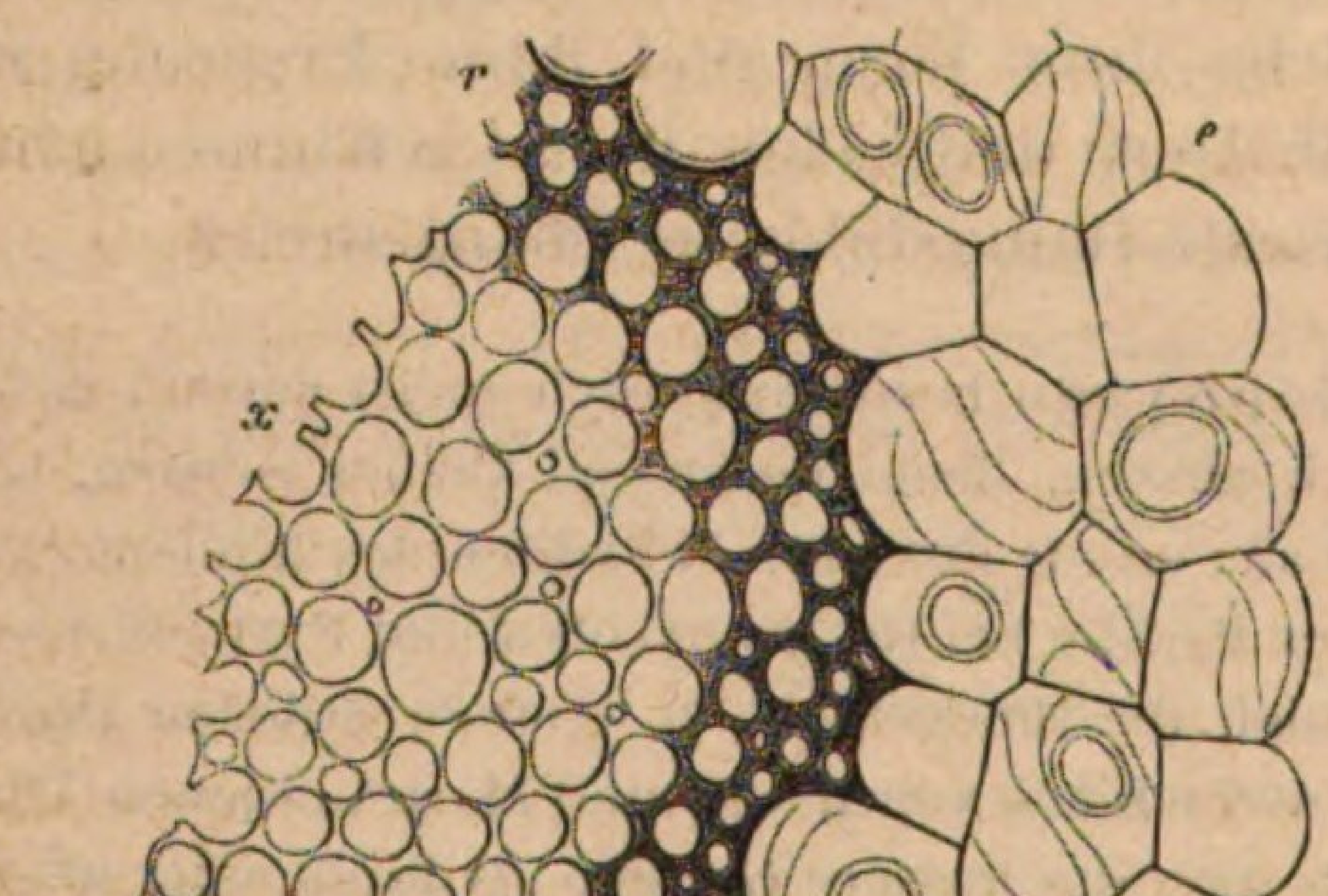


Fig. 69. Querschnitt des Stammes von Sphagnum cymbifolium (90); *x* innere Zellen mit farblosen weichen Wänden; *p* Rindenzellen, nach aussen immer enger und dickwandiger werdend; *e e* die Hautschicht; *l* Löcher, durch welche die übereinander stehenden Zellen derselben communiciren.

schraubig verlaufende Verdickungsbänder, und sind nach aussen durch grosse Löcher geöffnet, ebenso unter einander durch solche (*l*) in Communication. Im ausgebildeten Zustand enthalten sie nur Luft oder Wasser, welches in ihnen, als in einem sehr wirksamen Capillarapparat emporsteigt. Innerhalb dieses Hautgewebes ist der Stamm dem der Laubmoose ähnlich; die Zellen werden nach aussen immer enger, dickwandiger, dunkler gefärbt. — Eine ähnliche Hautschicht und zu ähnlichen hygroskopischen Zwecken findet sich auf den Luftwurzeln der Orchideen, und mancher Aroideen.

Wie bei den Laubmoosen die Gewebebildung überhaupt eine grössere Vollkommenheit in der Sporenfrucht erreicht, so auch bezüglich der Hautbildung; das mannigfach differenzirte innere Gewebe der Kapsel ist von einer hoch ausgebildeten echten Epidermis (mit Spaltöffnungen) umgeben.

b) Die Epidermis ist fast im-

mer nur eine einzige Zellschicht[1]), deren Zellen allseitig ohne Intercellularräume zu bilden, zusammenschliessen, nur die in der Epidermis liegenden Spaltöffnungen stellen, wo sie vorkommen, eine unmittelbare Communication der äusseren Luft mit der im Inneren der Pflanze vorhandenen her. An den Wurzeln und den meisten untergetauchten Pflanzentheilen aber fehlen auch diese. Die Epidermis entsteht schon in früher Jugend auf den Organen, die sie überzieht, daher sind ihre Zellen, wenn diese Organe ein starkes Längenwachsthum haben (lange Blätter, Stengel, Wurzeln), in Richtung der Wachsthumsaxe gestreckt, wenn dagegen das Organ ein allseitiges Flächenwachsthum zeigt (breite Blätter, Früchte), so sind die Epidermiszellen ebenfalls meist tafelförmig breit, sehr häufig sind ihre Seitenwandungen (Scheidewände) von aussen gesehen, wellenförmig geschwungen (bei vielen Blättern von Dicotyledonen). Die äusserste Zellhautlamelle der Epidermiszellen ist immer cuticularisirt; die äusseren cuticularisirten Schichten benachbarter Zellen sind continuirlich so verbunden, dass sie als zusammenhängende Haut über die Epidermis hingelegt erscheinen; diese Haut wird als echte Cuticula oder als Cuticula schlechthin bezeichnet. Bei den Wurzeln und submersen Pflanzentheilen, welche Wasser einsaugen, ist die Cuticula gewöhnlich sehr dünn und schwierig zu sehen; durch vorsichtige Auflösung dünner Querschnitte in concentrirter Schwefelsäure nach Zusatz von Iodlösung ist sie aber selbst an einsaugenden Wurzeln zu erkennen. Viel dicker ist die Cuticula an oberirdischen Stamm- und Blattgebilden, sie kann durch Fäulniss derselben oder durch sonstige Zerstörung des Gewebes auf chemischem Wege in umfangreichen Lamellen dargestellt werden. In vielen Fällen, besonders bei ausdauernden Blättern und bei den durch grosse Elasticität ausgezeichneten Stengeln, ist die unter der Cuticula liegende Wandseite der Epidermiszellen stark, oft ausserordentlich stark verdickt, während die Innenwände dünn bleiben; die Seitenwände sind nach aussen hin meist stärker verdickt, nach innen dünner werdend. Die dicken Wandtheile sind meist schalig differenzirt; die unter der Cuticula liegenden Schichten bilden eine cuticularisirte Schale, die inneren reagiren als Zellstoff; meist zieht sich die Cuticularisirung auch in die Seitenwände hinein und stellt hier mehr oder minder dicke cuticularisirte Mittellamellen dar (vergl. Fig. 39). Beispiele ausnehmend starker Verdickung der Aussenwände der Epidermiszellen und tief eingreifender Cuticularbildung liefern die Blätter von Agave americana, Hakea, die älteren Stammtheile von Viscum album. Gleich der Cuticula isolirter Zellen (Pollenkörner, Sporen) hat auch die der Epidermis die Neigung, nach aussen hin vorspringende Buckeln, Knötchen, Leisten (oft netzartig oder

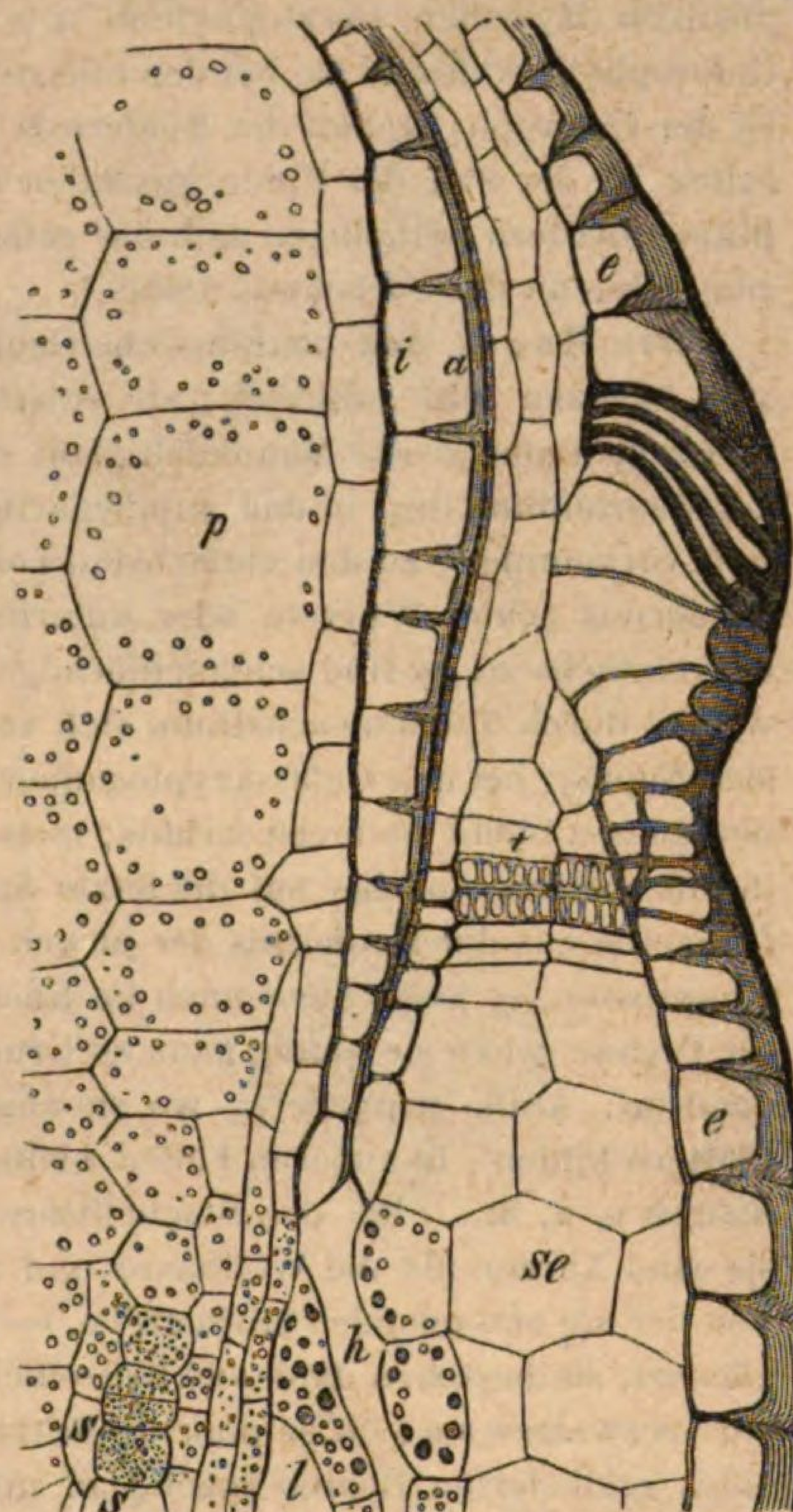


Fig. 70. Stück eines radialen Längsschnittes durch die Sporenkapsel von Funaria hygrometrica (300); e Epidermis, der dicke schwarze Strich im Umfang derselben ist die Cuticula (weitere Erklärung der Fig. s. II. Buch).

[1]) Zweischichtig wird sie durch spät erfolgende tangentiale Theilung der ursprünglichen Epidermiszellen, z. B. Peperomia blanda (Sanio), Begoniaceen (Hildebrand).

strahlig) zu bilden; sie bleiben aber fast immer sehr niedrig und werden am besten in der Flächenansicht der abgezogenen Epidermis gesehen (so z. B. bei vielen zarten Blumenblättern). — Der Inhalt der Epidermiszellen ist je nach dem Organ und der Pflanze sehr verschieden; bei den Wurzeln, unterirdischen Stengeln und Blättern unterscheidet er sich gewöhnlich nicht auffallend von dem der darunter liegenden Gewebe; bei submersen Wasserpflanzen (Hydrillen, Ceratophyllum u. a.) enthalten die Zellen in der Epidermis der Blätter Chlorophyll, während sie bei den allermeisten Phanerogamen kein solches bilden; dagegen ist der Chlorophyllgehalt der Epidermis bei den Blättern der Farnkräuter allgemein. Nicht selten ist der Saft der Epidermiszellen roth gefärbt an Stengeln und Blättern; bei bunten Blumenblättern betheiligen sich die gefärbten Inhalte der Epidermis neben denen der inneren Zellen an der Farbenmischung. [1])

Die Haare und haarähnliche Gebilde sind Producte der Epidermis und bei den meisten Pflanzen sehr zahlreich; sie entstehen durch Auswachsen einzelner Epidermiszellen und zeigen eine grosse Mannigfaltigkeit der verschiedensten Formen. Die erste Andeutung der Haarbildung liegt in den papillenartigen Ausstülpungen, wie sie häufig auf Blumenblättern vorkommen; zu den einfachsten Formen gehören auch die Wurzelhaare, die aus der Epidermis echter Wurzeln oder unterirdischer Stämme (Pteris aquilina, Equisetum u. a.) hervorwachsen; es sind schlauchförmige dünnwandige Ausstülpungen der Epidermiszellen, welche durch Spitzenwachsthum sich verlängern uud nur sehr selten sich verzweigen (Brassica Napus); bei den Gefässkryptogamen färbt sich ihre Wand gern braunroth, bei den Phanerogamen bleibt sie meist farblos; meist sind sie von kurzer Dauer, sie verschwinden nach ihrem Absterben oft bis auf die letzte Spur. Aehnlich verhalten sich die Wollhaare, welche frühzeitig aus der Epidermis der jungen Internodien und Blätter vieler Phanerogamen hervorsprossen, so lange diese noch im Knospenzustand sich befinden. Bei der Entfaltung dieser Organe gehen sie häufig ganz zu Grunde, sie fallen ab (Aesculus Hippocastanum, Rhododendron, Aralia papyrifera, wo sie einen leicht abwischbaren Filz auf den frisch entfalteten Blättern bilden), in anderen Fällen bleiben sie als wolliger Ueberzug erhalten (Stachys germanica u. a. m.). Bei den Stachelhaaren ist die Wand meist dicker und verkieselt, hart; sie sind kürzer als die Wollhaare und zugespitzt; eine Querwand trennt die Ausstülpung von der sie erzeugenden Mutterzelle. — Durch Quertheilungen werden die Haare häufig gegliedert, sie bestehen dann aus Zellreihen (z. B. Staubfadenhaare von Tradescantia); zuweilen verzweigen sie sich baumartig (Verbascum Thapsus); sehr häufig schwillt die Endzelle eines gegliederten Haares kugelig an und theilt sich nach verschiedenen Richtungen; gewöhnlich enthalten die Zellen dieses Köpfchens besondere riechende, klebende, gefärbte Stoffe, solche Haare werden dann als Drüsenhaare bezeichnet; zuweilen theilt sich die Endzelle eines Gliederhaares durch radiale Wände, die Schwesterzellen wachsen strahlig aus und bilden eine Art Schirm, Schuppe oder Schild (Eleagnus angustifolia, Pinguicula vulgaris). Diese und zahlreiche andere Formen gehören zu den einfacheren; auf oberirdischen Organen finden sich häufig verschiedene Formen neben einander, zumal Drüsenhaare und weichere Stachelhaare sind bei vielen Dicotylen gemengt. Fig. 71 mag hier als Beispiel für diese Verhältnisse und zugleich für die Entwicklungsart der einfacheren Haare gelten (s. die Erklärung der Fig.). — Nicht selten, zumal wenn sie ziemlich weit von einander entfernt stehen, erheben sich grössere Stachelhaare auf Protuberanzen des inneren von der Epidermis überzogenen Gewebes; so ist es auch bei den Brennhaaren, z. B. von Urtica dioica; eine einfache steifwandige, conische Haarzelle ist mit ihrer breiteren Basis dem Gipfel eines aus dem Blatt oder Stengel hervorstehenden vielzelligen Gewebezapfens eingesenkt; wahrscheinlich bildet sich hier der das Brennen erregende Stoff (Ameisensäure?), welcher sich im Brennhaar ansammelt und in die Wunde fliesst, wenn dasselbe nach dem Eindringen der

1) Vergl. F. Hildebrand: anatomische Untersuchung über die Farbe der Blüthen in Jahrbücher f. wiss. Bot. III.

Spitze in die Haut der Hand abbricht[1]). — Zu den Haargebilden sind auch die sog. Spreublättchen der Farnkräuter zu rechnen, es sind flächenförmig entwickelte Haare, ihre Zellen vertrocknen bald, sie werden rauschend und meist braun gefärbt (über die Unterscheidung dieser Gebilde von echten Blättern und den erweiterten morphologischen Begriff des Haares s. das folgende Kapitel)[2]). — Zu den haarähnlichen Anhängseln oder Auswüchsen der Oberhaut werden gewöhnlich auch die Stacheln gezählt, z. B. bei den Rosen und Brom-

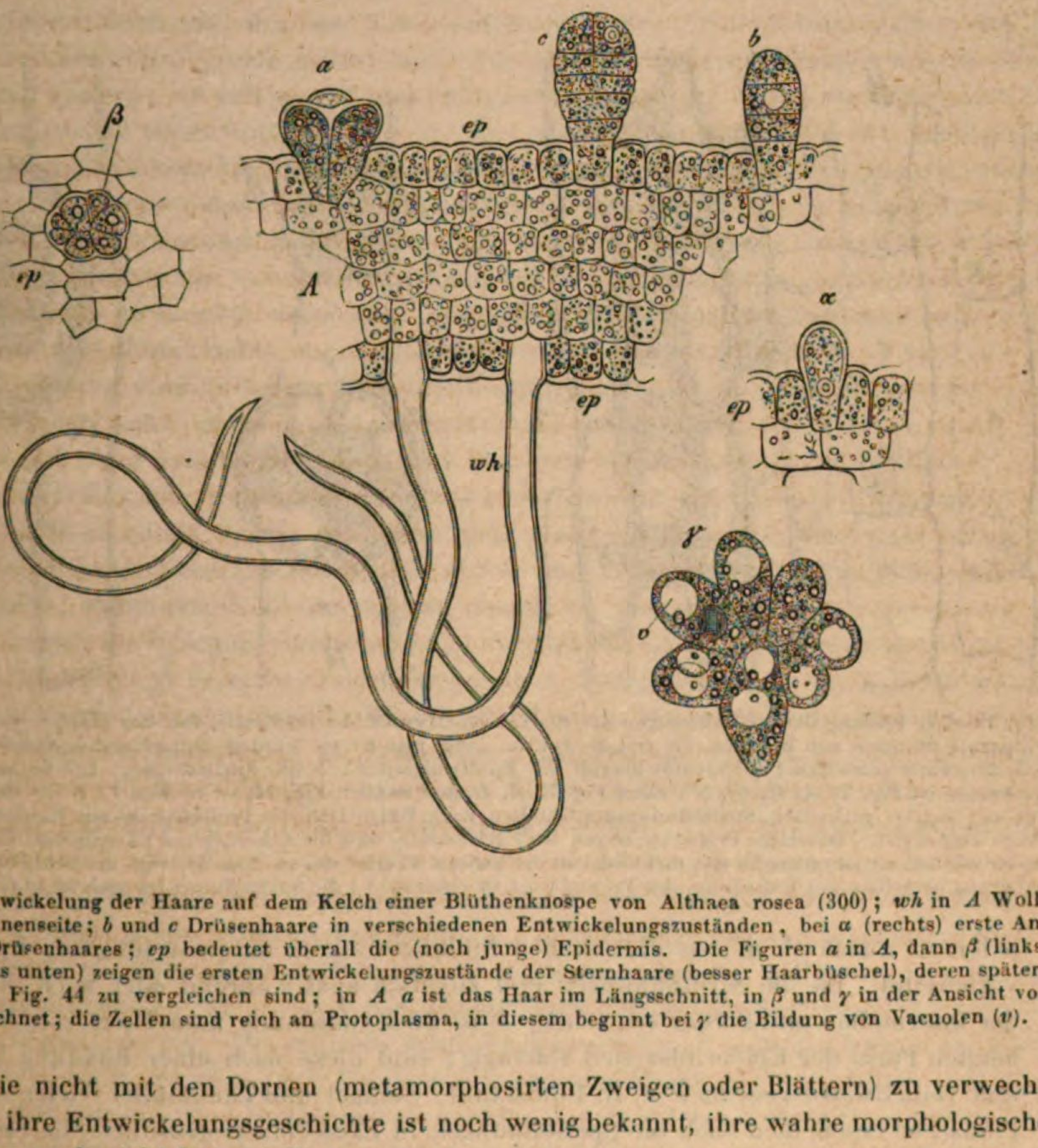


Fig. 71. Entwickelung der Haare auf dem Kelch einer Blüthenknospe von Althaea rosea (300); *wh* in *A* Wollhaare der Innenseite; *b* und *c* Drüsenhaare in verschiedenen Entwickelungszuständen, bei *α* (rechts) erste Anlage eines Drüsenhaares; *ep* bedeutet überall die (noch junge) Epidermis. Die Figuren *a* in *A*, dann *β* (links) und *γ* (rechts unten) zeigen die ersten Entwickelungszustände der Sternhaare (besser Haarbüschel), deren spätere Zustände in Fig. 44 zu vergleichen sind; in *A* *a* ist das Haar im Längsschnitt, in *β* und *γ* in der Ansicht von oben gezeichnet; die Zellen sind reich an Protoplasma, in diesem beginnt bei *γ* die Bildung von Vacuolen (*v*).

beeren, die nicht mit den Dornen (metamorphosirten Zweigen oder Blättern) zu verwechseln sind; ihre Entwickelungsgeschichte ist noch wenig bekannt, ihre wahre morphologische Natur daher noch nicht festgestellt.

Die Spaltöffnungen fehlen der Epidermis echter Wurzeln immer, dagegen sind sie

1) Eine merkwürdige Form von Haaren findet sich auf der Unterseite der Blätter von Malpighia urens; jedes Haar besteht aus einer der Blattfläche dicht anliegenden, 5—6 Mill. langen Zelle; diese ist spindelförmig, beide Enden sehr spitz, der mittlere dickere Theil ist ein wenig eingeknickt und an dieser Stelle der Epidermis angeheftet; die Wandung sehr dick, glatt, geschichtet. Bei geringem seitlichem Druck springt die Zelle ab und zeigt an der Ablösungsstelle eine grosse Oeffnung; das Lumen scheint bei älteren Haaren mit Luft gefüllt zu sein; die Entwickelung ist mir unbekannt.

2) Diese wenigen Andeutungen müssen hier einstweilen genügen; ein reiches und wohl verarbeitetes Material guter Beobachtungen bietet A. Weiss in seiner Abhandlung: die Pflanzenhaare in dem IV. und V. Heft der bot. Unters. aus dem physiol. Labor. u. s. w. von Karsten 1867.

gewöhnlich auch an unterirdischen Axenorganen und Blättern vorhanden, selbst an untergetauchten sollen sie sich nach A. Weiss oft finden; in grösster Menge aber bilden sie sich an den oberirdischen Internodien und Laubblättern [1]), ohne indessen den Blumenblättern und Carpellblättern zu fehlen [2]); sie sind da am häufigsten, wo ein lebhafter Austausch der Gase zwischen der Pflanze und der umgebenden Luft stattfindet, denn sie sind physiologisch genommen nichts anderes als die Ausgänge der Intercellularräume des inneren Gewebes, die sich stellenweise zwischen den Epidermiszellen nach aussen öffnen; nur wird diess

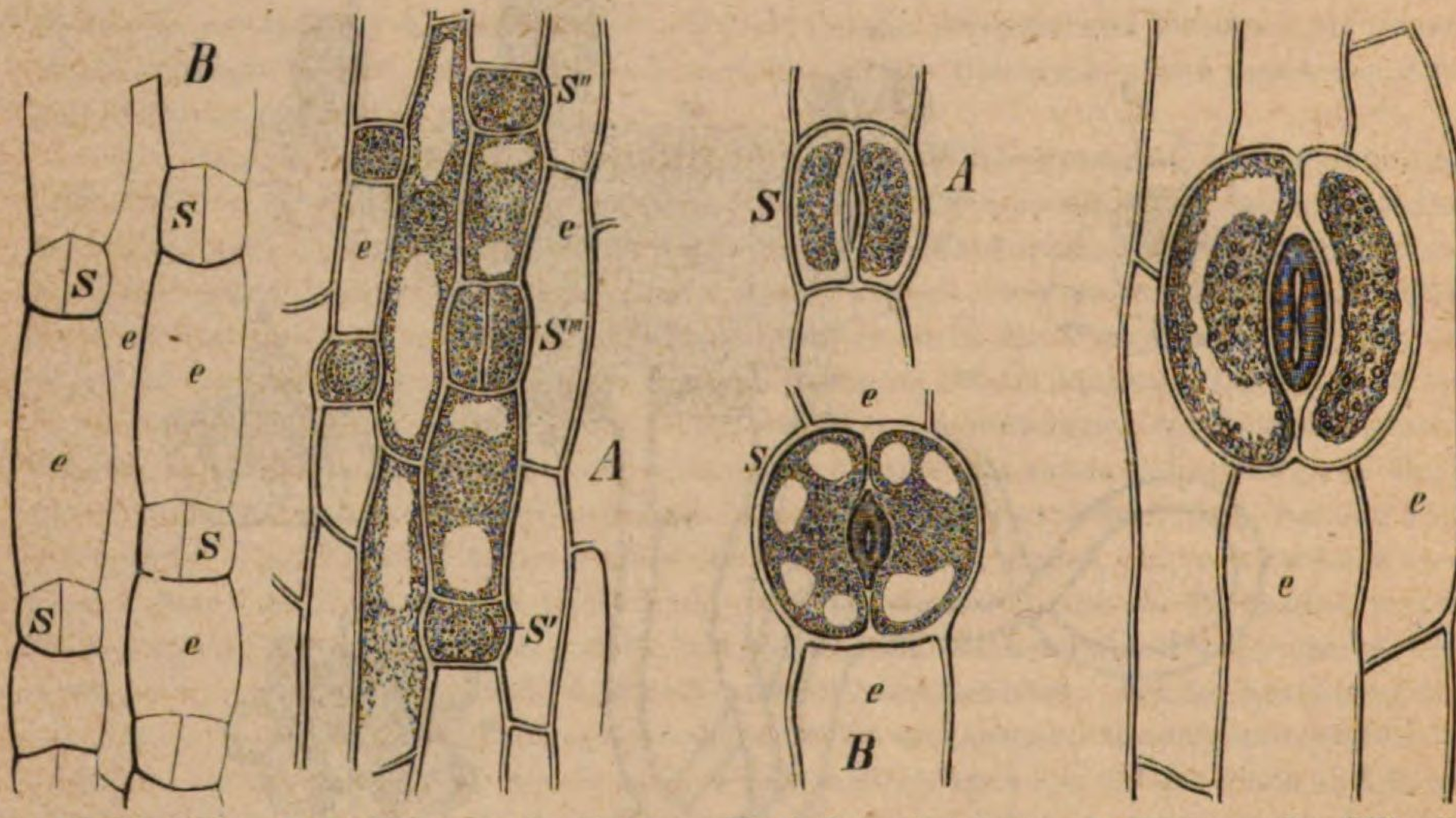


Fig. 72—74. Bildung der Spaltöffnungen des Blattes von Hyacinthus orientalis, von der Fläche gesehen (800); die Präparate stammen von Blättern, die erst 3—4 Ctm. lang waren; sie wurden einfach durch Abziehen der Epidermis derselben gewonnen; *e* bedeutet überall die Epidermiszellen; *S* die Spaltöffnung. Die Reihenfolge der Entwickelung ist Fig. 72 *A*, *S'*, *S''*, *S'''*, dann Fig. 73 *A*, *B*, und endlich Fig. 74. — In Fig. 72 *B* ist ein Stück Epidermis mit bereits getheilten Spaltöffnungsmutterzellen nach Extraction des Protoplasmas mit Kalilösung und Essigsäure dargestellt. Derartige Präparate zeigen auf's Bestimmte, dass die Scheidewand niemals vom Umfang aus nach innen wächst, sie ist entweder gar nicht oder in der ganzen Fläche da. — Fig. 74 zeigt die Schliesszellen nach Behandlung derselben mit Iodkalium, das Protoplasma ist contrahirt; die Spaltöffnung ist noch nicht fertig entwickelt.

jederzeit durch einen eigenthümlichen Bildungsvorgang in einer jüngeren Epidermiszelle vorbereitet. Da die Spaltöffnungen erst ziemlich spät während oder nach der Entfaltung der Internodien und Blätter entstehen, so ist ihre Anordnung zum Theil von der bereits erlangten Form der Epidermiszellen abhängig; sind diese nach einer Richtung langgestreckt und reihenweise geordnet (z. B. Equisetum, Stengel und Laubblätter vieler Monocotylen, Pinus), so erscheinen auch die Spaltöffnungen in Längsreihen geordnet (die Spalte in Richtung der Wachsthumsaxe liegend, die Schliesszellen rechts und links davon); sind die Epidermiszellen in der Flächenansicht unregelmässig, ausgeschweift u. s. w., so ist die Lage der Spaltöffnungen eine mehr unbestimmte, scheinbar regellose. Die Zahl der Spaltöffnungen ist in der Epidermis chlorophyllhaltiger Organe gewöhnlich ausserordentlich gross; A. Weiss zählte auf einem Quadratmillimeter bei 54 untersuchten Arten 1—100 Spaltöffnungen, bei 38 Arten 100—200, bei 39 Arten 200—300, bei 9 Arten 400—500, bei 3 Arten 600—700 Oeffnungen. [3]) — Die Entstehung der Spaltöffnungen findet immer in der Art statt, dass zunächst durch Theilung einer jungen Epidermiszelle, der zuweilen mehrere vorberei-

1) Ausführliches darüber bei A. Weiss in Jahrb. f. wiss. Botanik IV, 125 und Hildebrand: Einige Beobachtungen aus dem Gebiete der Pflanzen-Anatomie Bonn 1861.

2) Selbst im Innern der Fruchtknotenhöhle finden sie sich z. B. bei Ricinus.

3) A. Weiss in Jahrb. f. wiss. Bot. IV, p. 165.

tende Theilungen in dieser oder in benachbarten Epidermiszellen vorausgehen, eine Mutterzelle gebildet wird, welche sich mehr oder weniger abzurunden sucht und aus welcher die Schliesszellen der Spaltöffnung durch Theilung hervorgehen. Die Mannigfaltigkeit dieser Vorgänge bis zu dem Punct, wo die Spalte selbst entsteht, lässt sich kaum in kurzen Worten zusammenfassen; ich ziehe es daher vor, einige Beispiele ausführlicher zu beschreiben. Eines der einfachsten bietet die Entwickelung der Spaltöffnungen auf dem Blatt von Hyacinthus orientalis, die wir bereits Fig. 60 bis 63 an Querschnitten kennen gelernt haben; diese wolle der Leser mit den hier nebenanstehenden Fig. 72—74 vergleichen, die den Vorgang von der Fläche gesehen darstellen. Die Vorbereitung zur Bildung der Spaltöffnung ist hier sehr einfach; es wird durch eine Querwand ein beinahe cubisches Stück einer langen Epidermiszelle abgeschnitten (72 *A S', S''*); diess ist die Mutterzelle der Spaltöffnung. Sie theilt sich durch eine Längswand (d. h. durch eine in der Richtung der Wachsthumsaxe des Blattes liegende, senkrecht auf dessen Oberfläche stehende Wand) in zwei gleiche Zellen, welche, sich abrundend, fortwachsen. Die Art wie die Spaltung der Scheidewand erfolgt wurde schon bei Fig. 60—63 beschrieben und kann hier mit Hilfe der Flächenansichten in Fig. 73 leicht verstanden werden. — Bei Equisetum limosum [1]) zeigt sich unmittelbar nach Anlage der Mutterzellen der Spaltöffnungen ein ähnliches Bild wie in Fig. 72; die Mutterzelle erfährt aber in diesem Falle drei Theilungen, erst eine schief nach rechts, dann eine schief nach links, endlich wird die mittlere der so entstandenen Zellen durch eine senkrecht auf der Fläche des Internodiums stehende Wand halbirt. So entstehen 4 Zellen in einer Ebene, von denen die beiden äusseren stärker wachsen, während die inneren abwärts gedrängt werden und unter jene zu liegen kommen; die Spaltöffnung erscheint daher im fertigen Zustand so, als ob sie nach dem Typus von Hyacinthus gebildet worden wäre, wobei jede Schliesszelle noch einmal in eine obere und eine untere sich getheilt hätte, was nach Strassburger aber nicht der Fall ist; die zwei Paar Schliesszellen sind vielmehr ursprünglich in einer Ebene gelegen und streng genommen ist nur die mittlere Zelle, welche durch eine senkrechte Wand getheilt wird, deren Spaltung den Porus liefert, als Mutterzelle der Spaltöffnung zu betrachten, während die beiden schiefen Theilungen, durch welche die beiden seitlichen, später oben liegenden Zellen gebildet werden, als blosse Vorbereitung zur Bildung der Mutterzellen zu betrachten sind. Derartige vorbereitende Theilungen finden bei vielen Phanerogamen statt; eine der jungen Epidermiszellen wird zur Urmutterzelle des Spaltöffnungsapparates und theilt sich successive nach verschiedenen Richtungen durch Wände, welche senkrecht auf der Oberfläche stehen; schliesslich ist eine von mehreren so entstandenen Zellen umgebene Mutterzelle da, welche nur die beiden Schliesszellen bildet (so bei Crassulaceen, Begoniaceen, Cruciferen, Violarieen, Asperifolien, Solaneen, Papilionaceen). Bei anderen Pflanzen dagegen finden nach der Anlage der Spaltöffnungsmutterzelle, welche durch Theilung einer jungen Epidermiszelle erfolgt, auch Theilungen in den benachbarten Epidermiszellen statt, so dass die Spaltöffnung von einem Paar, oder von zwei decussirten Paaren oder sonstwie von Epidermiszellen umgeben ist, die ihrer Entstehung und Ausbildung nach zur Spaltöffnung in Beziehung stehen (so bei Aloë soccotrina, Gramineen, Juncaceen, Cyperaceen, Alismaceen, Maranthaceen, Proteaceen, Pothos crassinervia, Ficus elastica, Coniferen, Tradescantia zebrina) [2]). — Eine in ihrem Entwickelungsgang, so wie in ihrem Endresultat ungemein auffallende Bildung der Spaltöffnungen findet sich bei manchen Farrenkräutern, wo diese Verhältnisse zuerst von Hildebrand [3]) genauer studirt wurden. [4]) Die fertigen Spaltöffnungen von Aneimia fraxinifolia zeigen, wie

1) Nach Strassburger: Ein Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Spaltöffnungen in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. V.

2) Das Alles nach Strassburger l. c.

3) Botanische Zeitung 1866. p. 245.

4) In der Darstellung des Falles von Aneimia fraxinifolia weicht Strassburger (l. c.) von

zuerst Oudemans erkannte, das auffallende Verhältniss, dass die Schliesszellen nicht von mehreren Epidermiszellen, sondern nur von einer umgeben sind, die jene gewissermaassen ringförmig umfasst (Fig. 75 *F*); diess kommt nach Hildebrand folgendermaassen zu Stande: die Mutterzelle der Spaltöffnung wird durch eine nach unten convexe Wand aus der Epidermiszelle herausgeschnitten, und ist anfangs linsenförmig (*A ms* senkrechter Durchschnitt der jungen Epidermis); während nun die Epidermiszelle (*e* in Fig. *B*) sich verbreitert, wächst ihre Tochterzelle, nämlich die Spaltöffnungsmutterzelle (*ms*) abwärts und wird conisch; sie erreicht endlich die innere (untere) Wand der Epidermiszelle (*C*) und ihre Wand verschmilzt mit dem von ihr berührten Stück derselben; auf diese Weise entsteht in der Querschnitts-

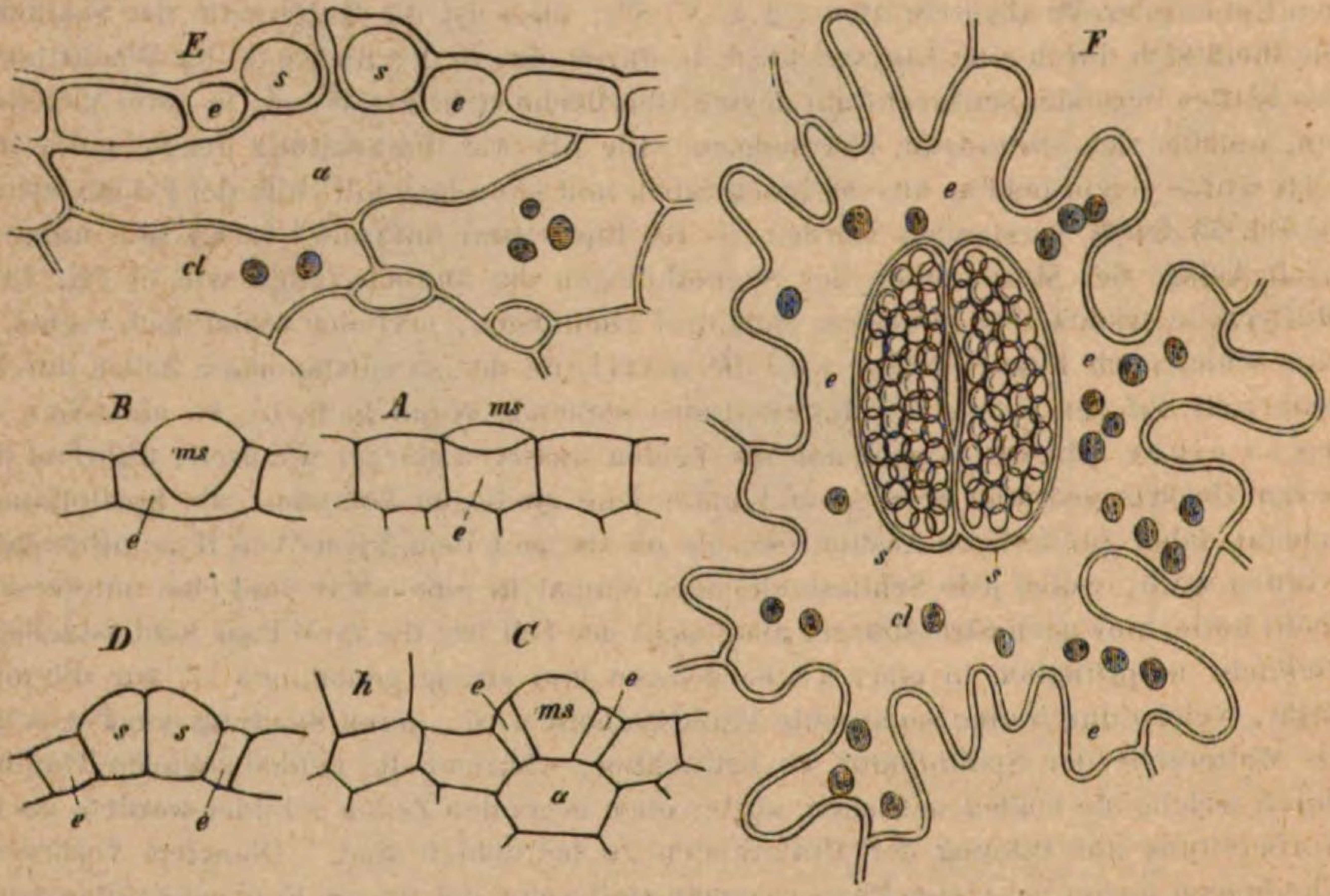


Fig. 75. Spaltöffnungen von Aneimia fraxinifolia nach Hildebrand (440). *A—D* Entwickelung (s. den Text). *F* Flächenansicht der Spaltöffnung mit der sie umgebenden Epidermiszelle; *E* senkrechter Durchschnitt; *e* Epidermis, *ss* Schliesszellen; *a* sogen. Athemhöhle; *cl* Chlorophyll. — *ms* Mutterzelle der Spaltöffnung in *A—D*; *h* Haare.

ansicht der Schein, als ob nun die Spaltöffnungsmutterzelle von zwei Epidermiszellen (*e e* in *C*) umgeben wäre; in der Flächenansicht dagegen erscheint jene von dieser ringförmig umfasst (vergl. das Verhalten im fertigen Zustand *F* und *E*). Um diese Zeit entsteht nun auch die Athemhöhle und nun theilt sich die Spaltöffnungsmutterzelle durch eine senkrechte Wand (*D*) in die beiden Schliesszellen, deren weitere Entwickelung aus der Fig. 75 ersichtlich ist. — Die Entwickelung der Spaltöffnungen anderer Farrenkräuter ist jener insofern ähnlich, als auch hier die Mutterzelle durch eine gleich anfangs g e b o g e n e Wand aus der jungen Epidermiszelle herausgeschnitten wird; allein diese Wand hat hier eine andere Form und Lage, sie ist nicht, wie bei Aneimia uhrglasförmig, sondern sie steht senkrecht auf der Fläche der Epidermis, ist aber einfach gebogen (wie ein Blatt Papier, dessen Ränder man emporhebt), und legt sich mit beiden Rändern e i n e r Wand der betreffenden Epidermiszelle an. Die Entstehung der Mutterzelle kann durch ähnliche vorläufige Theilungen mit ähnlich geformten Wänden vorbereitet werden, und diese können (Pteris cretica) nach derselben oder (Cibotium Schidei) nach entgegengesetzten Richtungen gebogen sein (Weiteres bei Hil-

Hildebrand, dessen Arbeit er nicht gekannt zu haben scheint, insofern ab, als er die Mutterzelle auf etwas andere Art entstehen lässt.

debrand l. c.). Nach Strassburger findet sich ein ähnlicher Fall bei Silene inflata. — Durch das fernere Wachsthum der Schliesszellen und der sie umgebenden Epidermiszellen können nun verschiedene Lagenverhältnisse der ersteren zur Oberfläche hervorgebracht werden; die Schliesszellen können im fertigen Zustand in einer Ebene mit denen der Epidermis liegen oder tief hinabgedrückt sein, scheinbar einer tieferen Zellschicht angehören (Fig. 76); zuweilen sind sie selbst über die Epidermisoberfläche hinausgehoben. [1])

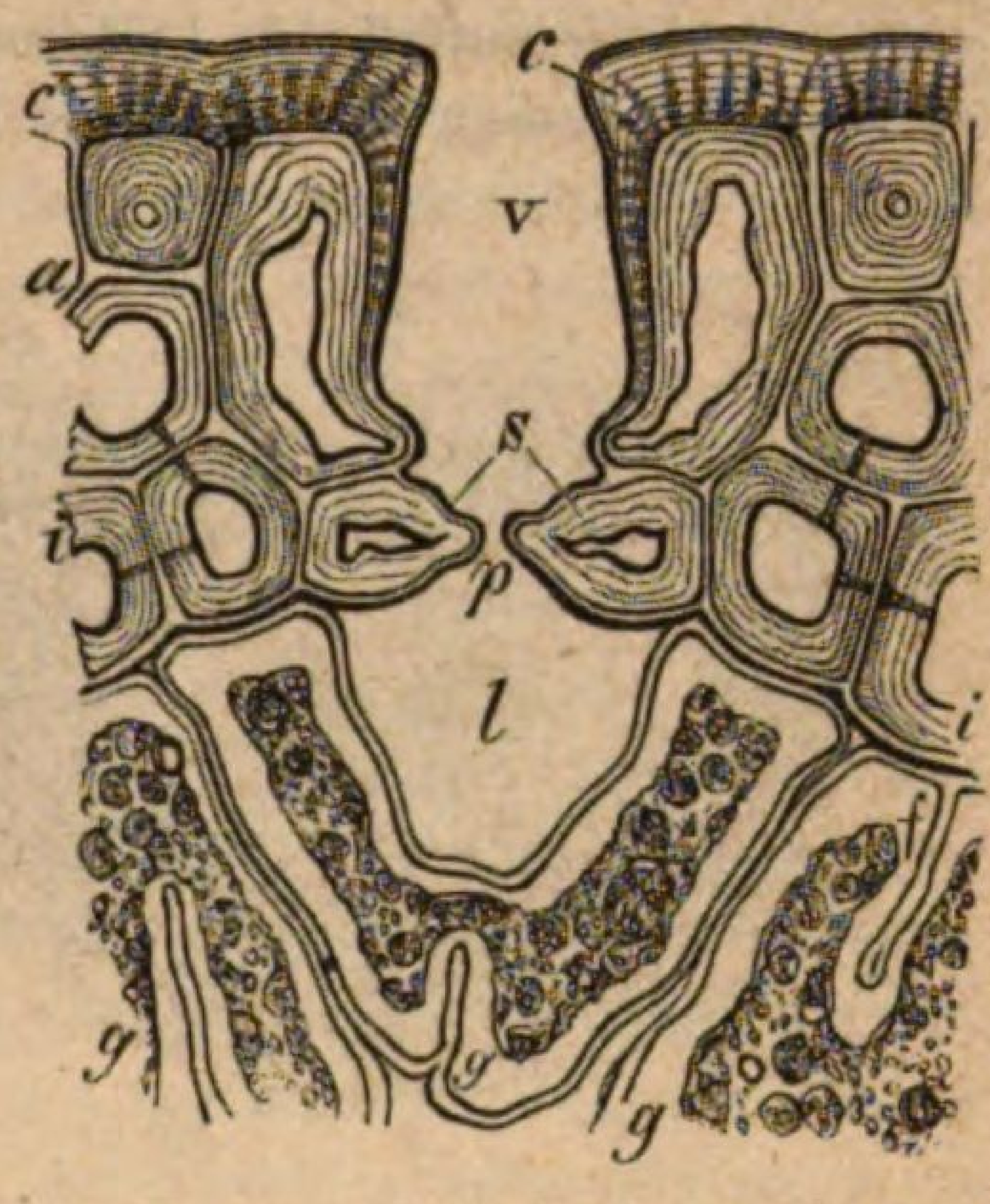


Fig. 76. Querschnitt durch das Blatt von Pinus Pinaster (800). *s* Schliesszellen der Spaltöffnung; *p* Porus derselben; *v* Vorhof, l Athemhöhle; *c* cuticularisirte Schichten der Epidermis; *a* Mittellamelle, *i* innere Verdickungsschichten der Zellen unter der Epidermis; *g* chlorophyllhaltiges Parenchym des Blattes.

Noch mögen hier die Spaltöffnungen der Marchantieen kurz erwähnt werden; ich knüpfe dabei an das bei Fig. 64 Gesagte an. Nach Anlegung der mit chlorophyllhaltigen Auswüchsen sich füllenden Athemhöhle wird eine über der Mitte derselben liegende Zelle der Epidermis durch mehrmalige Zweitheilung in vier, sechs (Marchantia, Fegatella) oder in mehrere (Rebouillia) [2]) Zellen getheilt, die strahlig um einen Punct geordnet sind, wo ihre Wände zusammenstossen; hier weichen die Zellen aus einander, es entsteht der Porus (*po*), umgeben von vier, sechs oder mehr Schliesszellen (*sl* Fig. 77 *B* und *C*); durch der Epidermisfläche parallele Wände wird endlich jede dieser Zellen in 4—8 über einander liegende Zellen getheilt; die Spaltöffnung wird zu einem von vier, acht und mehr Zellreihen umfassten Canal.

c) Subepidermale Gewebe. Bei Gefässpflanzen mit hochdifferenzirten Gewebeformen liegen häufig, zumal in oberirdischen Organen, unmittelbar unter der Epidermis Schichten oder Stränge eigenthümlich ausgebildeter und verbundener Zellen, die man nicht

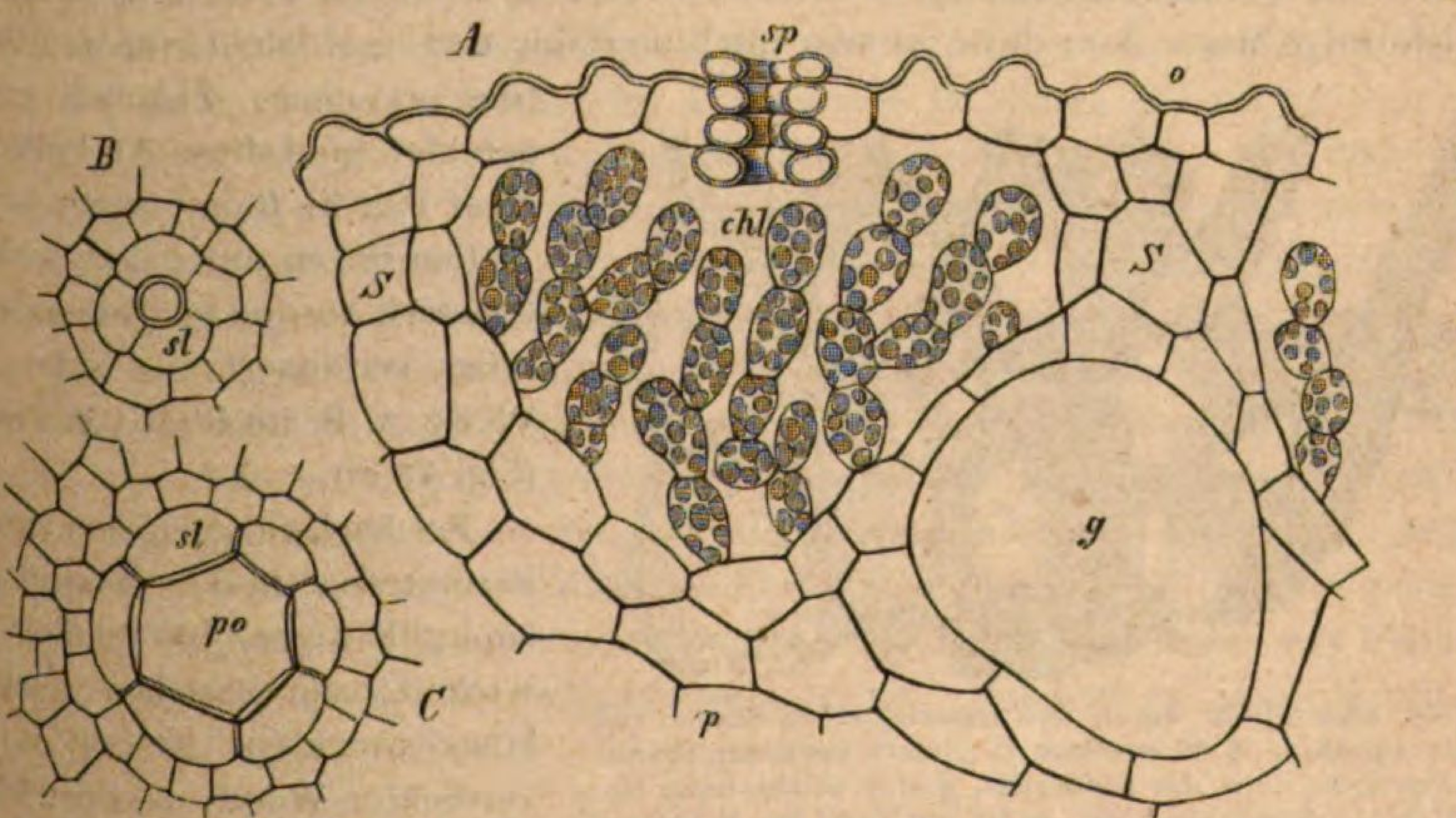


Fig. 77. Marchantia polymorpha, Theile eines jungen Fruchtträgers; *A* senkrechter Schnitt, *o* Epidermis, *S* Scheidewand zwischen den Athemhöhlen mit ihren Chlorophyllzellen *chl*; *g* grosse Parenchymzelle; *sp* Spaltöffnung. — *B* und *C* junge Spaltöffnungen von oben gesehen (550).

1) Vergl. hierüber H. v. Mohl: Vermischte Schriften (Tübingen 1845) über die Spaltöffnungen der Blätter der Proteaceen; und von demselben; Bot. Zeitg. 1856. p. 697. — Hildebrand: Bau der Coniferenspaltöffnungen. Bot. Zeitg. 1860. p. 149.

2) Hofmeister: Vergl. Unters. 1851. p. 53.

wohl als Theile des Grundgewebes betrachten darf, da sie sich in ihrem Verhalten eng an die Epidermis anschliessen. Am bekanntesten und in den Stengeln und Blattstielen (auch Blättern) der Dicotylen sehr verbreitet ist das Collenchym; es besteht aus langen, zuweilen parenchymatischen Zellen, die an Querschnitten sofort durch ihre sonderbare Verdickungsweise und die auffallende Lichtbrechung ihrer Hautsubstanz sich bemerklich machen; ihre Wände schliessen überall ohne Intercellularräume zusammen, wodurch sie sich von dem

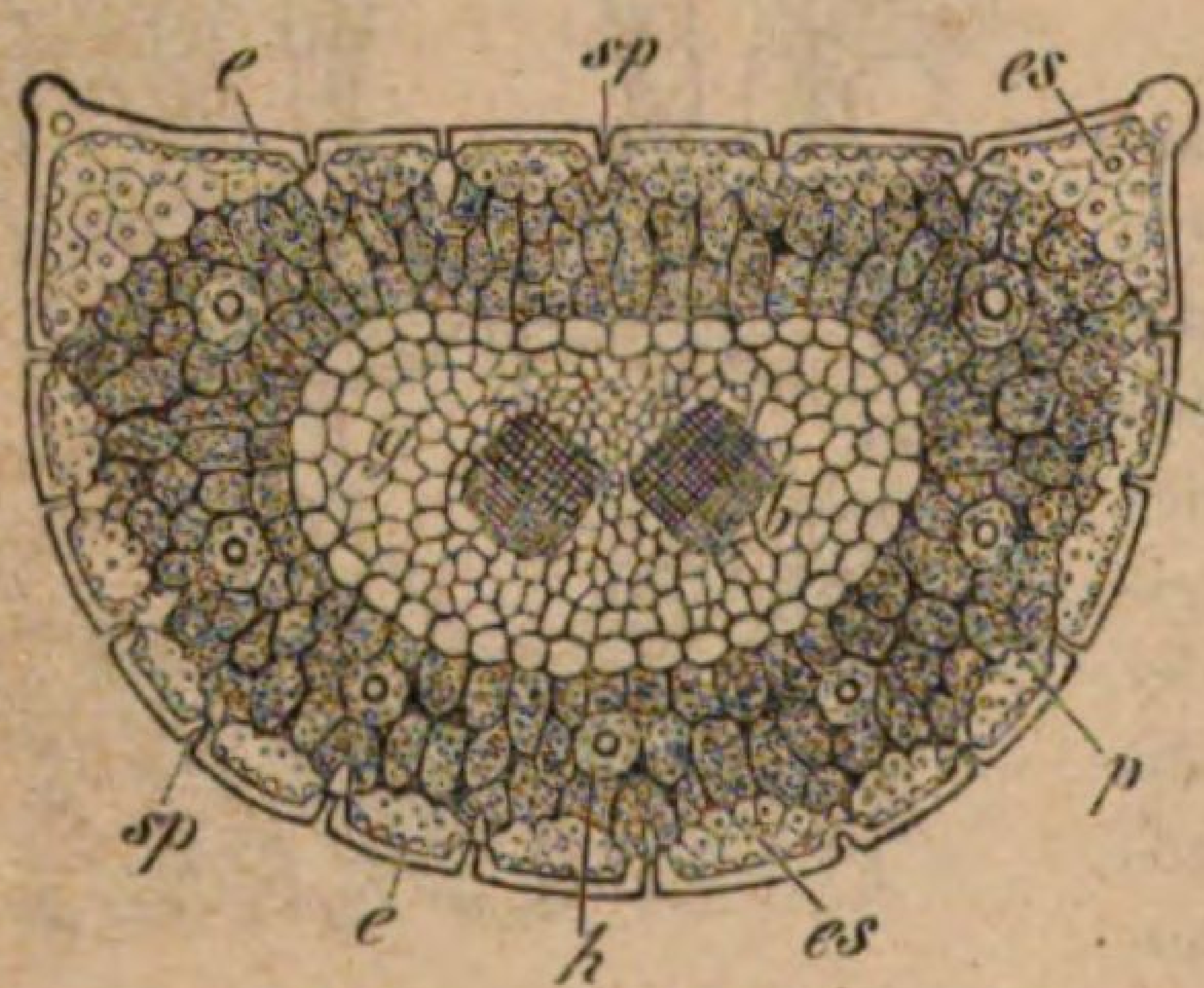


Fig. 78. Querschnitt der Nadel von Pinus Pinaster (etwa 50 mal vergrössert). *e* Epidermis, *es* subepidermale Faserstränge; *sp* Spaltöffnungen; *h* Harzgänge; *p* chlorophyllhaltiges Parenchym; *gb* farbloses inneres Gewebe, zwei Fibrovasalstränge enthaltend.

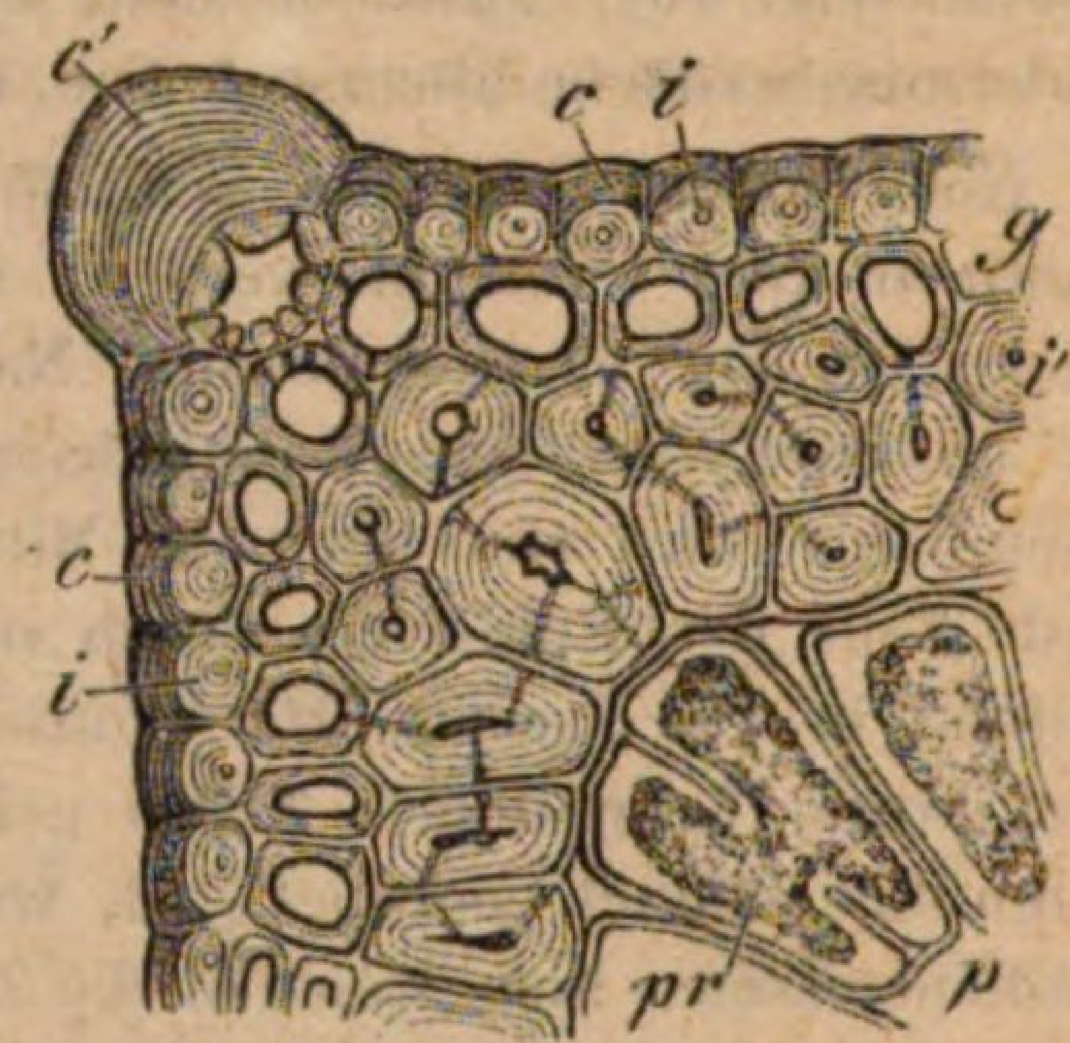


Fig. 79. Die linke Kante der vorigen Figur vergrössert (800). *c* cuticularisirte Hautschichten der Epidermiszellen, *i* innere nicht cuticularisirte Schichten derselben; *c'* sehr stark verdickte Aussenwand der an der Kante liegenden Epidermiszellen; bei *g i'* die subepidermalen Zellen; *g* die Mittellamelle, *i'* die geschichtete Verdickungsmasse; *p* chlorophyllhaltiges Parenchym; *pr* contrahirter Inhalt desselben.

tieferliegenden Parenchym unterscheiden; sie verdicken sich auch nur an den Längskanten, wo je drei oder vier Zellen zusammentreffen, die Verdickungsmassen springen in dem oft sehr engen Lumen der Zellen als Wülste vor, welche Sectoren eines Cylinders darstellen; die Verdickungsmassen dreier Zellen stellen daher oft eine im Querschnitt nahezu kreisförmige Masse dar; diese ist sehr quellungsfähig und lässt leicht eine deutliche Schichtung erkennen. Ziemlich schwach ausgebildet sind diese Verhältnisse in unserer Fig. 21 *B* dargestellt. — In anderen Fällen liegen unter der Epidermis Bündel stark verdickter Zellen, meist faserartig verlängert, in sehr auffallender Weise z. B. im Blatt von Pinus Pinaster (Fig. 78 *es*).

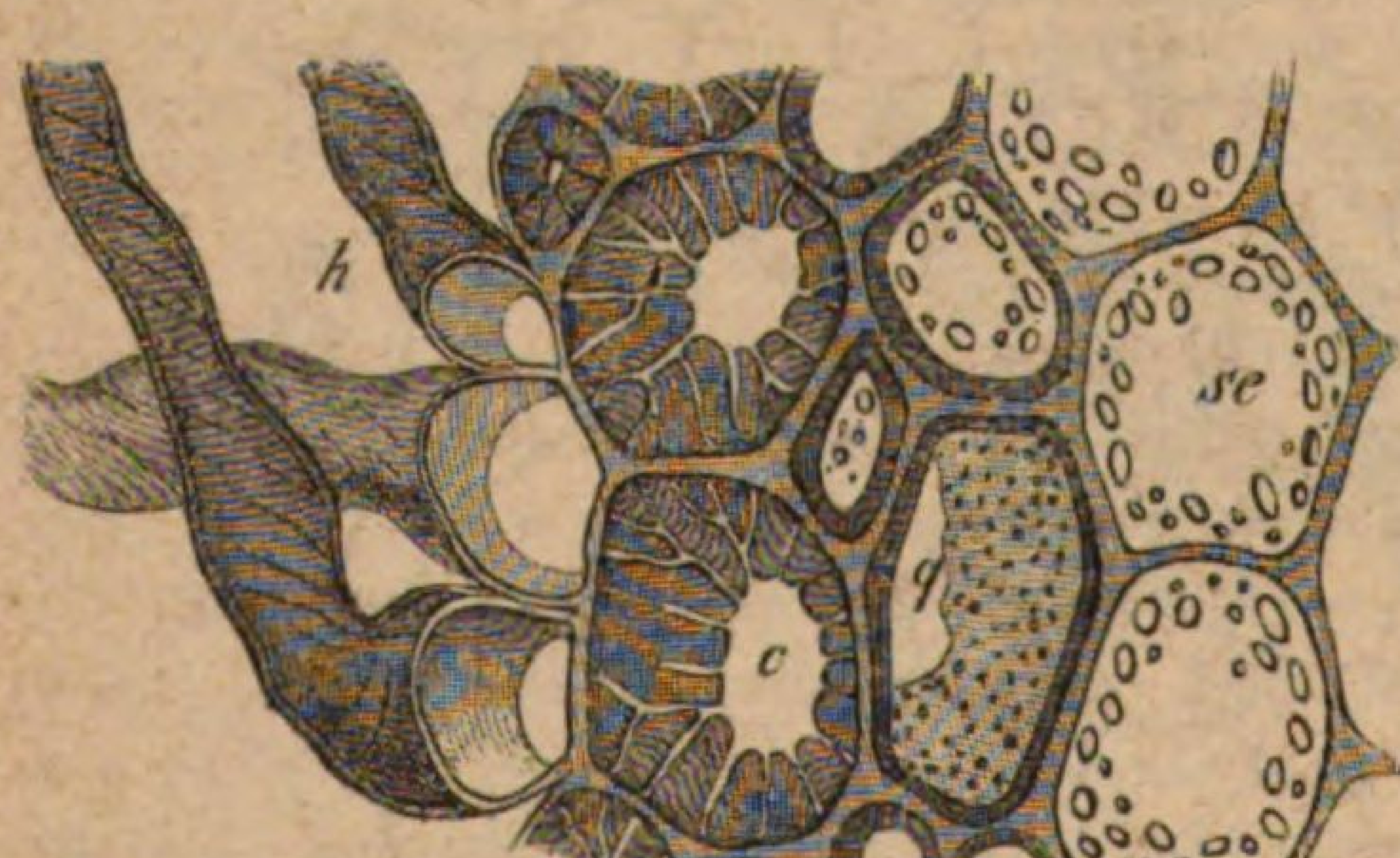


Fig. 80. Querschnitt durch den unterirdischen Stamm von Pteris aquilina. *h* Wurzelhaare; *c* stark verdickte braunwandige Zelle unter der Epidermis, *q* eine solche tiefer liegend und weniger verdickt, es ist ein Theil der Wandung enface zu sehen; *se* stärkehaltige Zellen der tieferen Schichten, den Uebergang zu dem inneren farblosen Parenchym des Grundgewebes vermittelnd.

Bei den Equiseten sind subepidermale Faserstränge in den oberirdischen, chlorophyllhaltigen Internodien sehr entwickelt; sie bestehen auch hier aus langgestreckten Fasern mit so stark verdickter Wand, dass das Lumen einen nur engen Canal darstellt; sie sind zäh und fest; in den vorspringenden Kanten der Internodien liegen stärkere, in den Rillen dünnere Stränge dieses Gewebes. In den unterirdischen Stämmen der Equiseten bestehen die subepidermalen Schichten aus zwar langen, aber nicht prosenchymatischen Zellen mit dicken, braunen, festen Wänden[1]. Im Stamme mancher Farrenkräuter finden sich unter

1) Duval-Jouve: Histoire naturelle des Equisetum. Paris 1864.

der Epidermis Schichten stark verdickter, dunkelbraun-wandiger, sehr harter (sclerenchymatischer) Zellen, die prosenchymatisch verbunden sind; sehr ausgeprägt ist diess Verhalten im unterirdisch kriechenden Stamm von Pteris aquilina (Fig. 80)[1].

d) Kork und durch ihn bewirkte Hautbildungen (Periderm, Lenticellen, Borke). Wenn saftige, nicht mehr im Knospenzustand befindliche Organe höherer Pflanzen verletzt werden, so wird gewöhnlich die Wunde durch Korkgewebe verschlossen, d. h. es entstehen in den noch gesunden Zellen, nahe der Wundfläche, durch wiederholte Theilungen neue Zellen, welche eine feste Haut bildend das innere lebendige Gewebe von den äussersten verletzten Zellschichten trennen. Die Wände dieses Gewebes sind gegen die verschiedensten Einwirkungen sehr resistent, den Cuticularschichten der Epidermis in ihrer physikalischen Beschaffenheit ähnlich, dehnsam, elastisch, für Luft und Wasser schwer durchdringbar, sie verlieren meist bald ihren Inhalt und füllen sich mit Luft; sie sind in rechtwinkelig zur Oberfläche liegende Reihen geordnet, von parallelepipedischer Form und schliessen ohne Intercellularräume zusammen. Das sind die allgemeinen Merkmale des Korkgewebes. Dieses wird nun nicht bloss an Wundflächen gebildet, sondern in weit grösserer Masse entsteht es, wo saftige Organe eines energischen Schutzes bedürfen (Kartoffelknollen), oder wo bei langanhaltendem Dickenwachsthum die Epidermis der Vergrösserung des Umfangs nicht zu folgen vermag. In diesen Fällen, die bei Monocotylen seltener, bei mehrjährigen Stamm- und Wurzeltheilen der Coniferen und Dicotylen sehr allgemein zu finden sind, entsteht das Korkgewebe schon vor der Zerstörung der Epidermis, und wenn diese aufreisst, verwittert und abfällt, ist die neue durch den Kork gebildete Hülle schon vorhanden. — Das Korkgewebe entsteht dadurch, dass in den Epidermiszellen selbst (dies nur selten) oder in dem darunter liegenden Gewebe wiederholte Zweitheilungen der Zellen stattfinden durch Scheidewände, welche der Oberfläche des Organs parallel liegen, und hin und wieder, wo es die Zunahme des Umfangs erfordert, treten auch Theilungen senkrecht auf diese Richtung ein, wodurch die Zahl der Zellreihen vermehrt wird. Von den neuentstandenen Zellen jeder radialen (d. h. auf der Oberfläche des Organs senkrechten) Reihe bleibt eine dünnwandig, protoplasmareich, im theilungsfähigen Zustand; die andere verkorkt und wird zur Dauerzelle. So entsteht eine der Oberfläche des Organs im Allgemeinen parallele Schicht theilungsfähiger Zellen, die immerfort neue Korkzellen bilden, das Korkcambium oder Phellogenschicht. Im Allgemeinen ist dieses die am meisten nach innen liegende Schicht des ganzen Korkgewebes, so dass die Verkorkung von innen nach aussen fortschreitet, dass auf der Innenfläche der schon gebildeten Korklagen immer neue aus dem Phellogen entstehen; doch kommt es bei beginnender Korkbildung nach Sanio[2] auch vor, dass die Bildung von Dauerzellen centripetal fortschreitet, oder es tritt ein Wechsel in »centripetaler« und »centrifugaler« Zellbildung im jungen Korkgewebe ein. Eher oder später stellt sich aber die centrifugale Korkbildung mit auf der Innenseite liegendem Phellogen immer her, wie schon aus dem Umstande folgt, dass die auf der Aussenseite vollkommen verkorkter Zellschichten liegenden Gewebe eher oder später absterben. Gewöhnlich beginnt die Korkbildung zuerst an einzelnen Stellen des Umfangs der verholzten Zweige, nach und nach bildet das Phellogen aber eine zusammenhängende Schicht, von welcher aus beständig neue Korkschichten nach aussen hin vorgeschoben werden. Entsteht auf diese Weise eine

1) Mettenius (über die Hymenophyllaceae, Leipzig 1864) nennt dieses Gewebe Sclerenchym; ich habe gegen diesen Namen nichts einzuwenden; er bezeichnet aber bloss die physikalische, oder wenn man will, physiologische Beschaffenheit der Zellen, während wir es hier mit einer rein morphologischen Betrachtung zu thun haben; diese muss in erster Linie die Lagerung der Gewebe im Auge behalten; das subepidermale Gewebe kann, wie man sieht, entweder collenchymatisch oder sclerenchymatisch sein; auch im Grundgewebe findet sich Sclerenchym neben Parenchym.

2) C. Sanio: Vergleichende Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung des Korkes in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. II.

continuirliche, von innen her stetig nachwachsende Korklage, so wird diese als Periderm bezeichnet. Die Ausbildung und Configuration der Korkzellen kann bei der Peridermbildung periodisch wechseln; es werden abwechselnd Lagen von dickwandigen engen, und dünnwandigen weiten Korkzellen erzeugt; das Periderm erscheint dann geschichtet, ähnlich wie das mit Jahrringen versehene Holz (Periderm von Quercus suber, Betula alba u. m. a.). In manchen Fällen gehen aus dem Phellogen des Periderms nicht bloss Korkzellen hervor, durch welche das Periderm an Dicke gewinnt, sondern auch chlorophyllhaltige Parenchymzellen werden gebildet, doch immer so, dass nur Tochterzellen des Phellogens, welche auf der Innenseite (dem Holzkörper zugewendet) liegen, diese Metamorphose in chlorophyllhaltige parenchymatische Dauerzellen erfahren; auf diese Weise wird das grüne Rindengewebe mancher dicotyler Pflanzen verdickt durch die aus dem Phellogen hervorgehenden Gewebeschichten, welche Sanio als Korkrindenschicht (Phelloderma) bezeichnet; sie findet sich z. B. an zwei- und mehrjährigen Zweigen von Salix purpurea und S. alba, bei Fagus sylvatica u. a. In solchen Fällen liegt also das Phellogen zwischen dem Periderm und dem Phelloderm, indem von seinen Tochterzellen bald die äusseren zu Kork-, bald die inneren zu Korkrindenzellen sich ausbilden. — Die zuerst verkorkten Peridermschichten haben zuweilen eine ganz auffallende Aehnlichkeit mit echter Epidermis, so z. B. bei Pinus sylvestris an diessjährigen Zweigen (August), wo, bei noch erhaltener Epidermis, im Rindenparenchym das Korkcambium entsteht und zuerst scheinbar eine zweite Epidermis mit auf der Aussenseite stark verdickten Zellen gebildet wird.

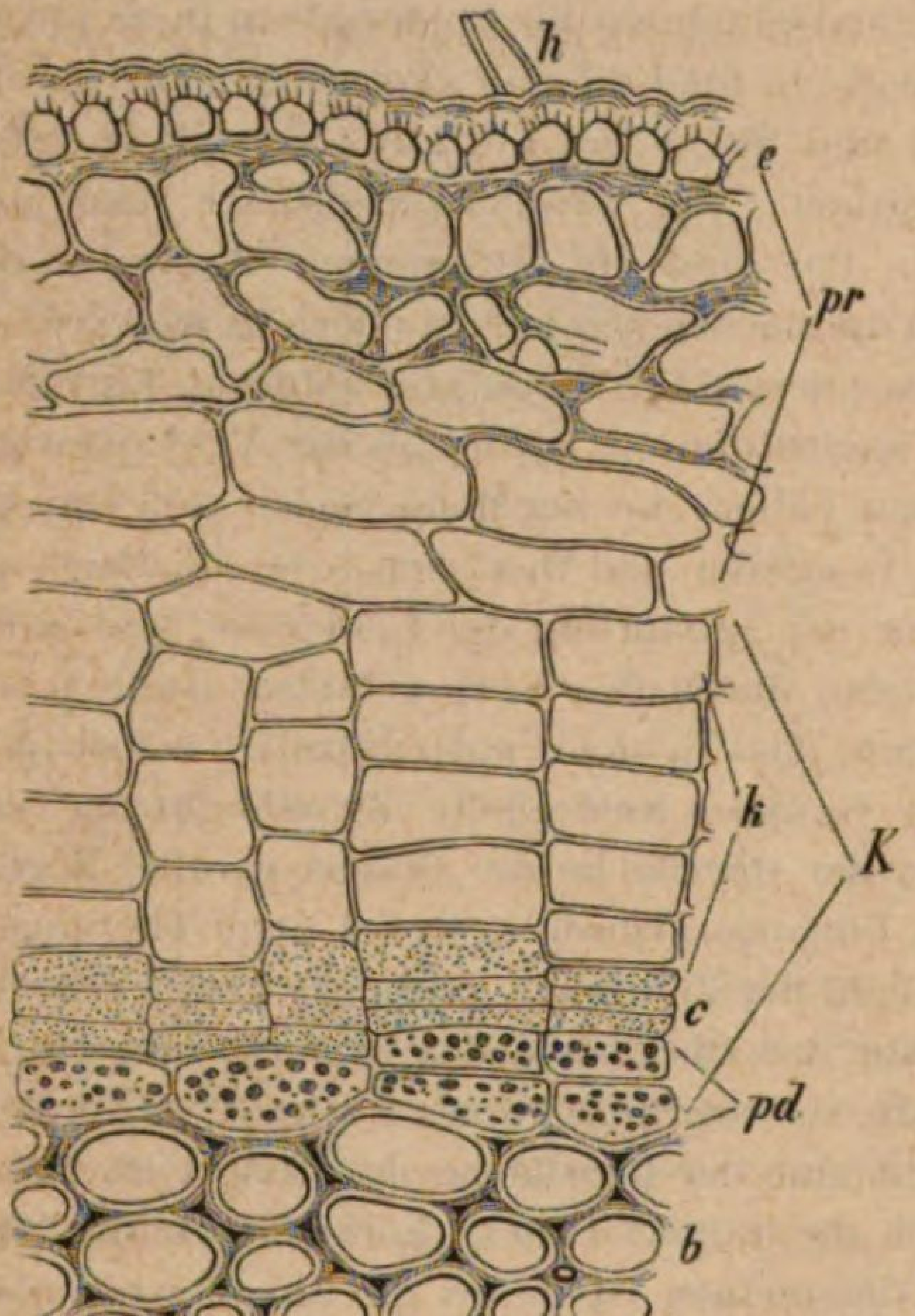


Fig. 81. Korkbildung in einem diessjährigen Zweig von Ribes nigrum. Theil eines Querschnitts. *e* Epidermis, *h* Haar, *b* Bastzellen; *pr* Rindenparenchym durch das Dickenwachsthum des Zweiges verzerrt; *K* die gesammten Erzeugnisse des Phellogens *c*; *k* die radial in Reihen geordneten Korkzellen aus *c* in centrifugaler Richtung entstanden; *pd* Phelloderma (chlorophyllhaltiges Parenchym aus *c* in centripetaler Richtung entstehend (550).

So wie anfangs die Epidermis durch das Periderm, so wird später bei lange dauerndem und starkem Dickenwachsthum das Periderm durch die Borkebildung ersetzt; an grösseren Holzpflanzen, z. B. Eichen, Pappeln u. s. w. findet man die Oberfläche der einjährigen Zweige mit Epidermis, die der mehrjährigen mit Periderm, die der älteren Aeste und des Stammes mit Borke überzogen.[1]) Die Borkebildung beruht auf der wiederholten Erzeugung neuer Phellogenlamellen in den von innen her nachwachsenden saftigen Rindengeweben der Coniferen und Dicotylen. Zellenflächen, welche durch die verschiedensten Gewebe der Rinde sich erstrecken können, verwandeln sich in Korkcambium, welches nach Erzeugung mehr oder minder dicker Korklamellen erlischt, d. h. aufhört thätig zu sein. Diese Korklamellen schneiden so zu sagen aus der Rinde schuppenförmige oder ringförmige Flächenstücke heraus; alles was auf der Aussenseite derselben liegt vertrocknet, und indem nach und nach

1) Nicht immer ist ein beträchtliches Dickenwachsthum mit Peridermbildung verbunden, so z. B. bei Helianthus annuus und anderen einjährigen Stämmen; bei Viscum z. B. bleibt die Epidermis immer fortbildungsfähig und ihre dicken Cuticularschichten machen den Schutz des Periderms überflüssig; auch die Borkebildung ist keine nothwendige Folge starken Dickenwachsthums, die Rothbuche z. B. bildet nur Periderm.

dieser Vorgang am Umfang des Stammes sich öfter wiederholt, wobei die neuen Korklamellen immer tiefer in das nachwachsende Rindengewebe eingreifen, wird eine immer dicker werdende Schicht vertrockneter Gewebemassen von dem lebenden Theil der Rinde abgetrennt; dies ist die Borke. Sehr klar ist der Vorgang bei der sich in grossen Schuppen ablösenden Borke von Platanus orientalis; fast ebenso deutlich an alten Stämmen von Pinus sylvestris. Indem die Borke dem Dickenwachsthum des Stammes nicht folgt, reisst sie in Längsrissen von aussen nach innen ein (Quercus robur), wenn die Cohäsionsverhältnisse danach sind; in andern Fällen blättert sie sich in Form horizontaler Ringe von dem Stamme ab (Ringelborke), z. B. bei Prunus Cerasus.

Weiter auf die Einzelnheiten der Kork- und Borkebildung einzugehen, wäre hier, wo es sich um die allgemeinsten Eigenschaften der Gewebe handelt, nicht am rechten Ort; die Borkebildung zumal kann ohnehin dem Anfänger erst vollkommen verständlich werden, wenn er bereits eine klare Vorstellung von dem Dickenwachsthum der Coniferen und Dicotylen sich erworben hat.[1])

Die Lenticellen[2]) sind eine Eigenthümlichkeit der korkbildenden Dicotylen; sie erscheinen vor der Peridermbildung an einjährigen Zweigen, so lange die Rinde noch mit unversehrter Epidermis überzogen ist; sie werden hier als rundliche Fleckchen sichtbar. Am Ende des ersten oder im folgenden Sommer reisst die Epidermis über der Lenticelle der Länge nach auf, sie verwandelt sich in eine mehr oder weniger vorstehende Warze, welche häufig durch eine mittlere Furche in zwei lippenförmige Wülste getheilt ist; ihre Oberfläche ist meistens braun, ihre Substanz bis auf eine gewisse Tiefe trocken, brüchig, korkartig. Mit dem weiteren Dickenwachsthum des Zweiges werden die Lenticellen in die Breite ausgedehnt und stellen querliegende Streifen dar; wenn sich später Kork oder Borke bildet, nimmt das Aufreissen der Rinde in den Lenticellen seinen Anfang, sie werden unkenntlich (Silberpappel, Apfelbaum, Birke), durch Abschuppung der Borke werden sie natürlich entfernt. Die Lenticellen entstehen nach Unger nur an solchen Stellen der Rinde, wo sich in der Epidermis Spaltöffnungen finden; nach Mohl tritt das innere Rindenparenchym warzenartig durch das äussere hervor und bildet hier ein Korkgewebe,[3]) welches bei der Peridermbildung mit dem Kork des Periderms zusammenfliesst. Die Korkbildung auf der Lenticelle dauert eine Reihe von Jahren fort, bis die von innen her nachwachsende Rinde aussen abstirbt, indem sich Periderm oder Borkebildungen zwischen die Lenticelle und den lebenden Rindentheil einschieben. Bei manchen Bäumen (Crataegus, Pyrus, Salix, Populus), wo die Peridermbildung von einzelnen Puncten aus beginnt um sich dann weiter auszubreiten, sind nach Mohl die Lenticellen die Ausgangspuncte.

§ 14. Die Fibrovasalstränge. Das Gewebe aller mit echten Wurzeln versehenen Pflanzen[4]) ist von fadenförmigen, strangartigen Gewebekörpern durchzogen, die in manchen Fällen sich durch Dickenwachsthum derart fortbilden, dass sie mächtige Massen darstellend äusserlich die Form von Strängen verlieren, wobei sie innerlich aber die entsprechende Structur behalten. Das sind die Fibrovasalstränge.[5]) Nicht selten können sie leicht aus dem übrigen Gewebe der

1) Einstweilen sei auf die bahnbrechende Arbeit H. v. Mohls: Untersuchungen über die Entwickelung des Korkes und der Borke auf der Rinde der baumartigen Dicotylen (in dessen Vermischten Schriften), und auf Johannes Hansteins: Unters. über den Bau und die Entwickelung der Baumrinde (Berlin 1853) verwiesen.

2) Alles hier Gesagte nach H. v. Mohl: Unters. über die Lenticellen in dessen Vermischten Schriften.

3) So z. B. auch an jungen Kartoffelknollen.

4) D. h. im Allgemeinen der höheren Kryptogamen (Equiseten, Farne, Rhizocarpeen, Lycopodien) und der Phanerogamen; wurzellose Pflanzen dieser Gruppen können Fibrovasalstränge haben (Psilotum, Salvinia).

5) Der Name rührt von Nägeli her; früher wurden sie allgemein Gefässbündel genannt.

Pflanze vollkommen isolirt werden: zerreisst man z. B. den Blattstiel von Plantago major, so hängen sie als ziemlich dicke, dehnsame, elastische Fäden aus dem Parenchym heraus; bei Pteris aquilina gelingt es, sie nach Entfernung der harten Haut des unterirdischen Stammes durch Abschaben des schleimigen Parenchyms als bandartige oder fadenförmige, sehr feste, hellgelbliche Gebilde frei zu legen. Aus älteren Laubblättern von Bäumen, aus trockenen Fruchthüllen (Datura), Cactusstämmen u. s. w. lassen sich die Fibrovasalstränge durch Fäulniss des Parenchyms, das sie umgiebt, als ein die Form des Ganzen mehr oder minder nachahmendes Gerüst darstellen; ausnehmend schöne und lehrreiche Skelete dieser Art liefern die vieljährigen Stämme der Baumfarne, Dracaenen, Jucca, Mais u. m. a., wenn ihr Parenchym durch langsame trockene Verwesung vollkommen zerstört wird und nur die Hautgewebe und die festen Stränge im Inneren erhalten bleiben. Der Anfänger wird jedenfalls wohlthun, sich derartige Präparate selbst herzustellen oder sie in Sammlungen aufzusuchen; sie sind wenigstens anfänglich dem richtigen Verständniss ungemein förderlich. So ist es aber nur bei verholzten Fibrovasalsträngen, wenn sie isolirt zwischen weichem Parenchym verlaufen; bei manchen Pflanzen dagegen ist das Gewebe der Stränge noch zarter und weicher als das ihrer Umgebung (Ceratophyllum, Myriophyllum, Hydrilleen), sie können dann natürlich nicht isolirt werden; bei den älteren verholzten Stämmen und Wurzeln der Coniferen und Dicotylen aber sind die Fibrovasalstränge so dicht gedrängt und durch weitere Fortbildung ihrer Gewebe so entwickelt, dass schliesslich von dem ursprünglichen, sie trennenden Parenchym nur wenig übrig bleibt und solche Stämme fast ganz aus Fibrovasalmassen bestehen.

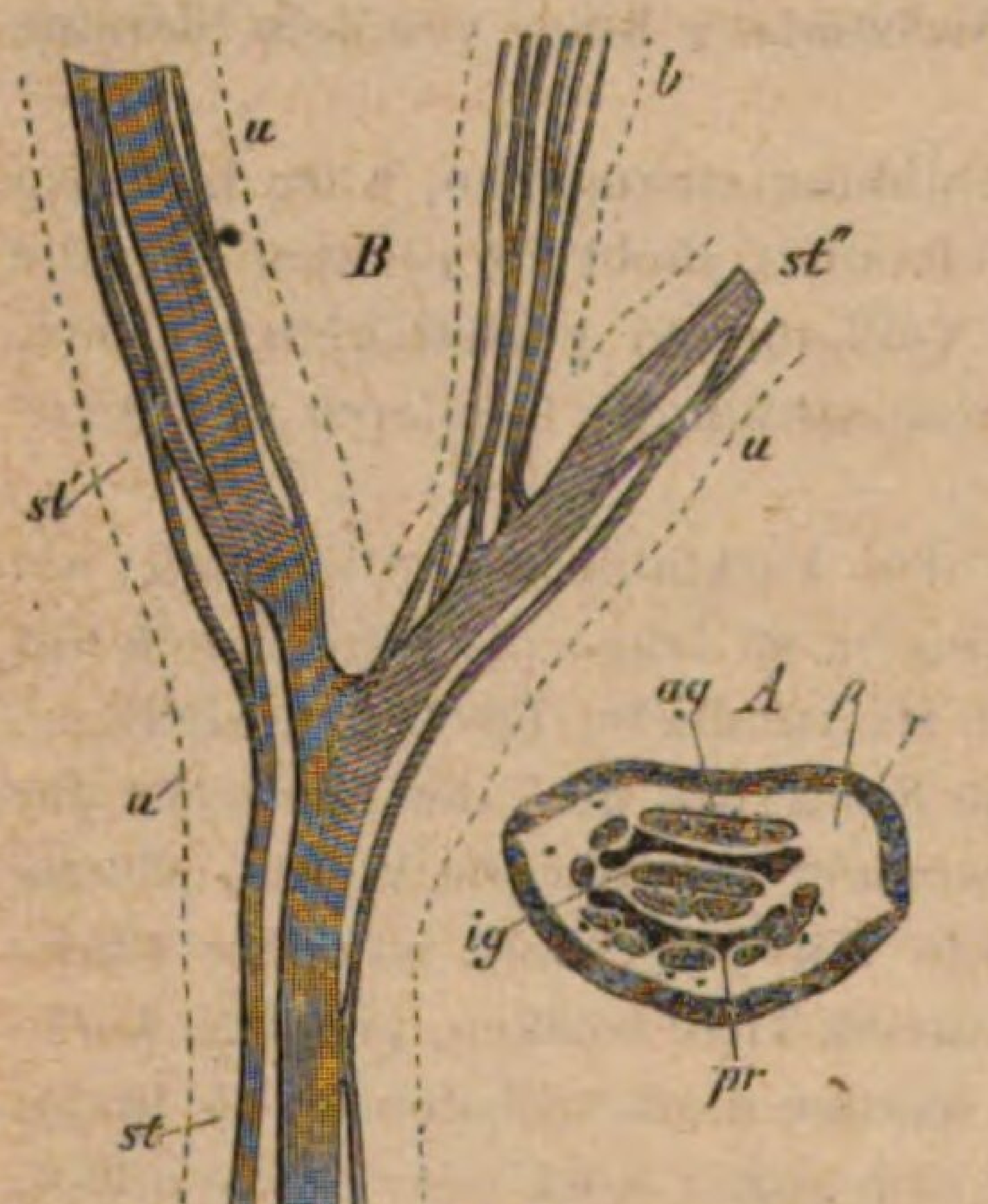


Fig. 82. Pteris aquilina: *A* Querschnitt des unterirdischen Stammes in natürlicher Grösse. *r* braune harte Hautgewebe; *p* weiches, schleimiges, stärkereiches Parenchym; *pr* dunkelwandiges Sclerenchym, zwei breite den Stamm durchziehende Bänder bildend; *ag* Fibrovasalstränge, welche ausserhalb dieser Prosenchymbänder, *ig* solche, die innerhalb derselben verlaufen. — *B* der in *A* mit *ag* bezeichnete Fibrovasalstrang durch Abschaben des Parenchyms isolirt; er zeigt Theilungen und Anastomosen; die punctirten Linien *u* zeigen den Umfang des Stammes *st*, seiner Gabeläste *st′* und *st″* und eines Blattstiels *b*.

Jeder einzelne Fibrovasalstrang besteht, wenn er hinreichend entwickelt ist, aus mehreren verschiedenen Gewebeformen, und muss daher selbst als ein Gewebesystem betrachtet werden; verschiedene, oft sehr zahlreiche Stränge aber vereinigen sich bei den meisten Pflanzen zu einem System höherer Ordnung; doch betrachten wir hier einstweilen nur den einzelnen Strang.

Anfangs besteht der Fibrovasalstrang aus gleichartigen, ohne Intercellularräume verbundenen Zellen [1]; diese noch nicht differenzirte Gewebeform des jungen Stranges kann als Procambium [2]) bezeichnet werden. Bei zunehmendem

1) Die jungen Zellen der Fibrovasalmassen sind nicht immer, wie Nägeli angiebt, verlängert und prosenchymatisch; in den Wurzeln z. B. von Zea Mais sind die jungen sich nicht mehr theilenden Gefässzellen und ihre Nachbarn quer tafelförmig oder cubisch.

2) Nägeli nennt das Gewebe des jungen Fibrovasalstranges einfach Cambium, ebenso bezeichnet er das fortbildungsfähige Gewebe der sich verdickenden Stränge, was davon doch un-

Alter desselben verwandeln sich zunächst einzelne seiner Zellenzüge in Dauerzellen von bestimmter Form (Gefässe, Bast), und von diesen Anfangspuncten aus schreitet die Umbildung der Procambiumzellen in Dauerzellen am Querschnitt des Stranges fort, bis sämmtliche Zellen in Dauerzellen umgewandelt sind oder es bleibt eine innere Schicht des Stranges im fortbildungsfähigen Zustand, sie heisst dann Cambium. Man hat also im vorgerücktern Alter entweder cambiumlose oder cambiumhaltige Stränge; jene können als geschlossene, diese als offene bezeichnet werden.[1] Sobald ein Procambiumstrang in einen geschlossenen Fibrovasalstrang sich verwandelt hat, hört jedes weitere Wachsthum in ihm auf: so bei den Kryptogamen, Monocotylen und manchen Dicotylen; der offene, cambiumhaltige Fibrovasalstrang dagegen fährt fort, immer neue Schichten von Dauergewebe auf beiden Seiten seines Cambiums zu erzeugen, dadurch wird der betreffende Stamm- oder Wurzeltheil immer dicker; so ist es bei den meisten verholzenden Dicotylen und Coniferen; die Blattgebilde dieser Pflanzen aber besitzen ebenfalls geschlossene Stränge, oder wenn sie offen sind, so hört doch die Thätigkeit ihres Cambiums bald auf.

Die verschiedenen Gewebeformen eines differenzirten Fibrovasalstranges lassen sich in zwei Gruppen eintheilen, die man mit Nägeli als Phloëm- und Xylemtheil des Stranges benennt; sie sind durch das Cambium getrennt, wenn dieses vorhanden ist; bei vielen Strängen entsteht das Phloëm auf der einen, das Xylem auf der anderen Seite des Procambiums und die Fortbildung beider schreitet nach der Mitte des Stranges vor, wo endlich zuletzt Phloëm und Xylem zusammentreffen. Das Phloëm besteht aus saftigen, meist dünnwandigen Zellen, nur die oft fehlenden, oft auch sehr massenhaft entwickelten Bastzellen sind gewöhnlich stark verdickt (meist nicht verholzt, geschmeidig). Jene dünnwandigen saftigen Zellen sind entweder parenchymatisch, oder sie sind Cambiform, oder Gitterzellen oder endlich Siebröhren. — Der Xylemtheil des Fibrovasalstranges hat meist die Neigung seine Zellformen stark zu verdicken, ihre Wände verholzen und werden hart, bei den Gefässen und gehöft getüpfelten Holzzellen schwindet der Inhalt und sie führen fortan Luft; unter diesen Zellformen fehlen die Gefässe fast niemals, sie sind von Holzzellen umgeben; auch verholzendes Parenchym findet sich häufig; doch kann in manchen Fällen die Verholzung unterbleiben, der ganze Strang ist dann weich und saftig, zuweilen nur von einzelnen dünneren Bündeln verholzter Gefässe und Holzzellen durchzogen (Wurzeln von Raphanus sativus, Knolle der Kartoffel u. m. a.). Alle Elemente des Fibrovasalstrangs sind anfangs, soweit sie ausschliesslich aus Procambium entstanden, prosenchymatisch oder doch langgestreckt in der Richtung der Wachsthumsaxe des Stranges; in offenen Strängen treten bei dem Dickenwachsthum derselben im Cambium auch horizontal gestreckte, radial gelegte Zellreihen und Zellschichten auf, wodurch die später gebildeten Xylem- und

terschieden werden muss; Sanio bezeichnet nur das letztere als Cambium, was ich adoptire (Sanio in Bot. Zeitg. 1863. p. 362).

1) Diese Unterscheidung wurde zuerst von Schleiden gemacht, aber mit Unrecht schrieb er den Dicotylen allgemein nur offene Stränge zu, seine Unterscheidung von simultanen und succedanen ist nicht durchführbar; alle Stränge differenziren sich im Querschnitt succedan. Schleiden's simultane Stränge der höheren Kryptogamen gehören einfach zu den geschlossenen.

Phloëmschichten des Stranges radial gefächert werden; diese horizontalen Elemente nehmen meist den Charakter parenchymatischer Zellen an und werden im Allgemeinen als Markstrahlen bezeichnet; innerhalb des Xylems heissen sie Xylemstrahlen, innerhalb des Phloëms — Phloëmstrahlen.

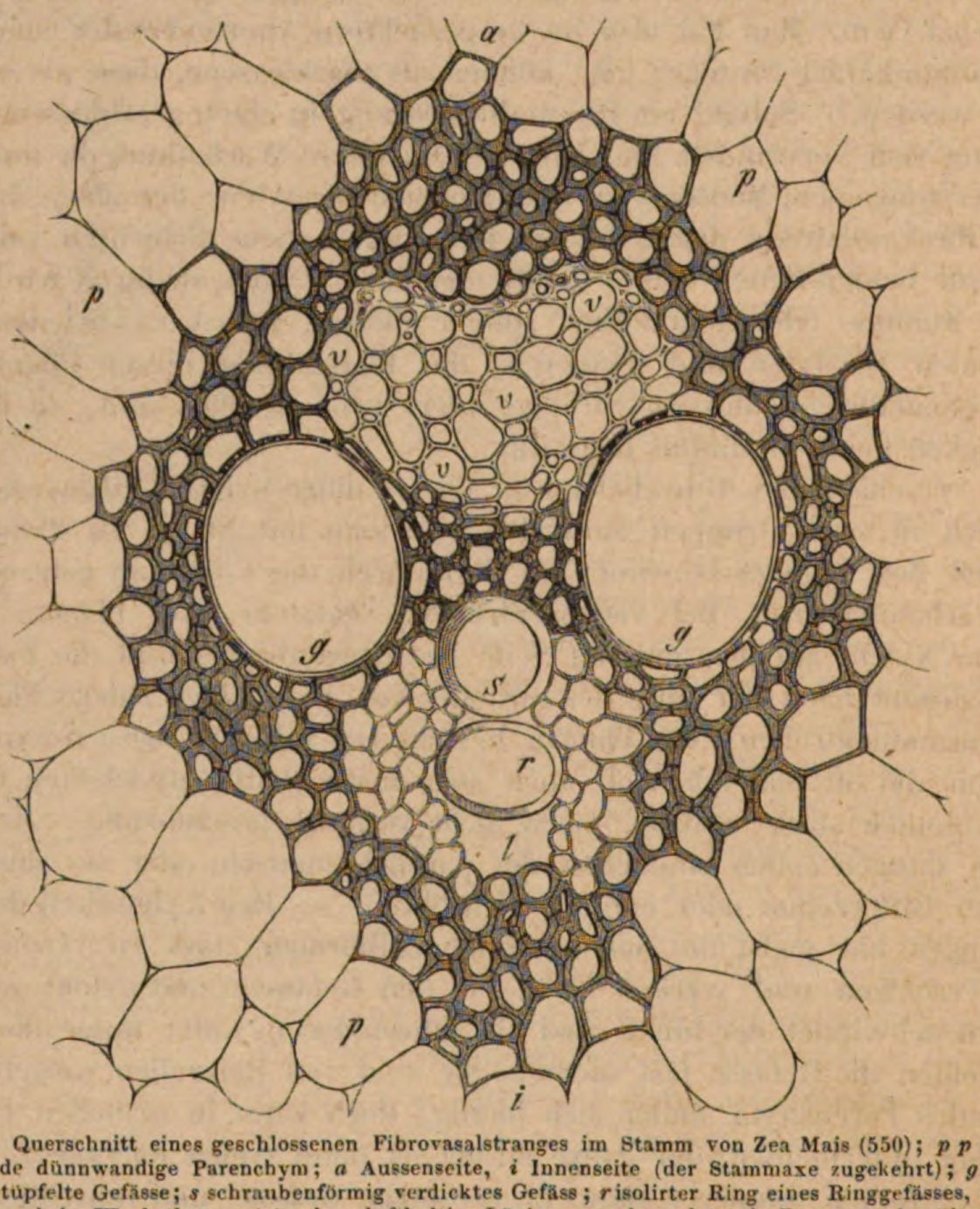


Fig. 83. Querschnitt eines geschlossenen Fibrovasalstranges im Stamm von Zea Mais (550); *p p* das ihn umgebende dünnwandige Parenchym; *a* Aussenseite, *i* Innenseite (der Stammaxe zugekehrt); *g g* zwei grosse getüpfelte Gefässe; *s* schraubenförmig verdicktes Gefäss; *r* isolirter Ring eines Ringgefässes, *l* durch Zerreissung beim Wachsthum entstandene lufthaltige Lücke; *v v* das zuletzt in Dauergewebe übergegangene Cambiform oder Gitterzellgewebe; zwischen ihm und dem Gefäss *s* liegen netzartig verdickte und gehöft getüpfelte Gefässe; den Umfang des ganzen Bündels bildet eine feste Scheide dickwandiger verholzter Prosenchymzellen.

Die Lagerung der Phloëm- und Xylemschichten auf dem Querschnitt eines Stranges ist je nach den Pflanzenklassen verschieden: in dem offenen Strang der Dicotylen und Coniferen liegt jenes immer nach der Peripherie des Organs gewendet,[1]) dieses (das Xylem) der Axe des Organs zugekehrt, zwischen beiden liegt

[1]) Bei den Dicotylen kommen ausnahmsweise auch innerhalb des eigentlichen Holzkreises (im Mark) zuweilen Stränge vor, wo der Phloëmtheil vom Holz wie von einer Scheide umgeben ist (Ricinus in der Spindel der Inflorescenz); bei Heterocentron roseum haben die markständigen Bündel nach Sanio ihre Gefässe in der Mitte, diese sind rings umgeben von Cambiform; bei Campanula latifolia verhalten sich die Stränge des inneren Kreises nach ihm wie bei Ricinus. (Vergl. Bot. Zeitg. 1865. p. 179.)

die Cambiumschicht (Fig. 84); doch kommt es auch vor, dass auf der axilen Seite des Xylems nochmals eine Phloëmschicht auftritt; so, dass der Strang zwei solche, eine peripherische und eine axile besitzt (Cucurbitaceen, Nicotiana). — Bei den geschlossenen Strängen treten gegenüber der typischen Lagerung der Gewebe in

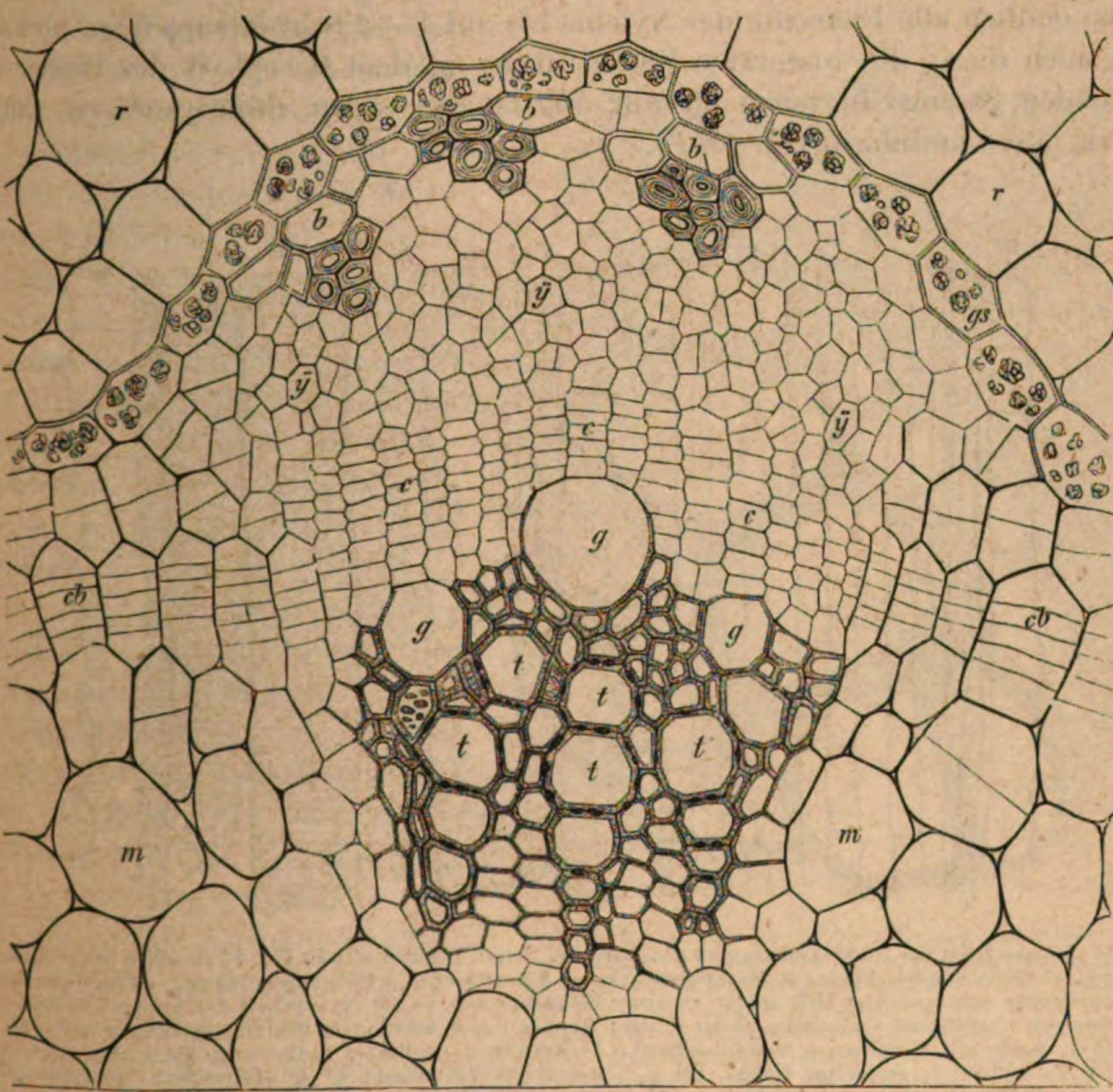


Fig. 84. Querschnitt eines Fibrovasalstranges im fertig gestreckten hypocotylen Stengelglied von Ricinus communis; *r* Rindenparenchym, *m* Markparenchym; *b* Bast; *y* Phloëmtheil mit dünnwandigen Zellen; *c* Cambium, *g g* grosse getüpfelte Gefässe, *t t* kleinere getüpfelte Gefässe, dazwischen Holzzellen. — *cb* Fortsetzung des Cambiums in das zwischen den Strängen liegende Parenchym; die Parenchymzellen theilen sich wiederholt durch tangentiale Wände. (Zwischen Rinde *r* und Phloëm des Stranges liegt eine mit zusammengesetzten Stärkekörnern erfüllte Schicht, die Gefässbündelscheide oder die stärkeführende Schicht).

den Dicotylensträngen namhafte Abweichungen auf: bei den Monocotylen sind diese mehr scheinbar, zumal wenn man von der Scheide verholzten Prosenchyms, wie es hier oft vorkommt (Fig. 83), absieht. Bei den Farnen, Lycopodiaceen (mit vereinzelten Strängen) [1]) und Rhizocarpeen liegt das Xylem in der Mitte des Querschnittes, das Phloëm aber bildet eine weiche saftige Scheide um jenes (Fig. 66).

Jede einzelne Zellform kann in einem Fibrovasalstrange fehlen; es giebt Stränge ohne Holzzellen, solche ohne Gefässe (sehr selten), solche ohne echten Bast, etc., nur der Weichbast (die saftigen dünnwandigen Zellen des Phloëms)

1) Der Strang im Stamm von Lycopodium Chamaecyparissus u. a. ist offenbar eine Vereinigung mehrerer Fibrovasalstränge.

fehlen wohl niemals. Alle diese Verschiedenheiten können an demselben Fibrovasalstrang in verschiedenen Theilen seiner Länge vorkommen, wenn diese beträchtlich ist. Die Fibrovasalstränge der echten Wurzeln sind häufig (nicht immer) ohne allen echten Bast; die Endigungen der im Stamm der Phanerogamen verlaufenden Stränge finden sich in den Blättern, dort verlieren sie bei abnehmender Dicke endlich alle Elemente des Xylems bis auf 1—2 Schraubengefässe und endlich auch diese, die äussersten Enden dieser in dem Mesophyll der Blätter verlaufenden Stränge bestehen oft nur aus langen, engen, dünnwandigen, saftigen Zellen, aus Cambiform (Fig. 16 *F*).

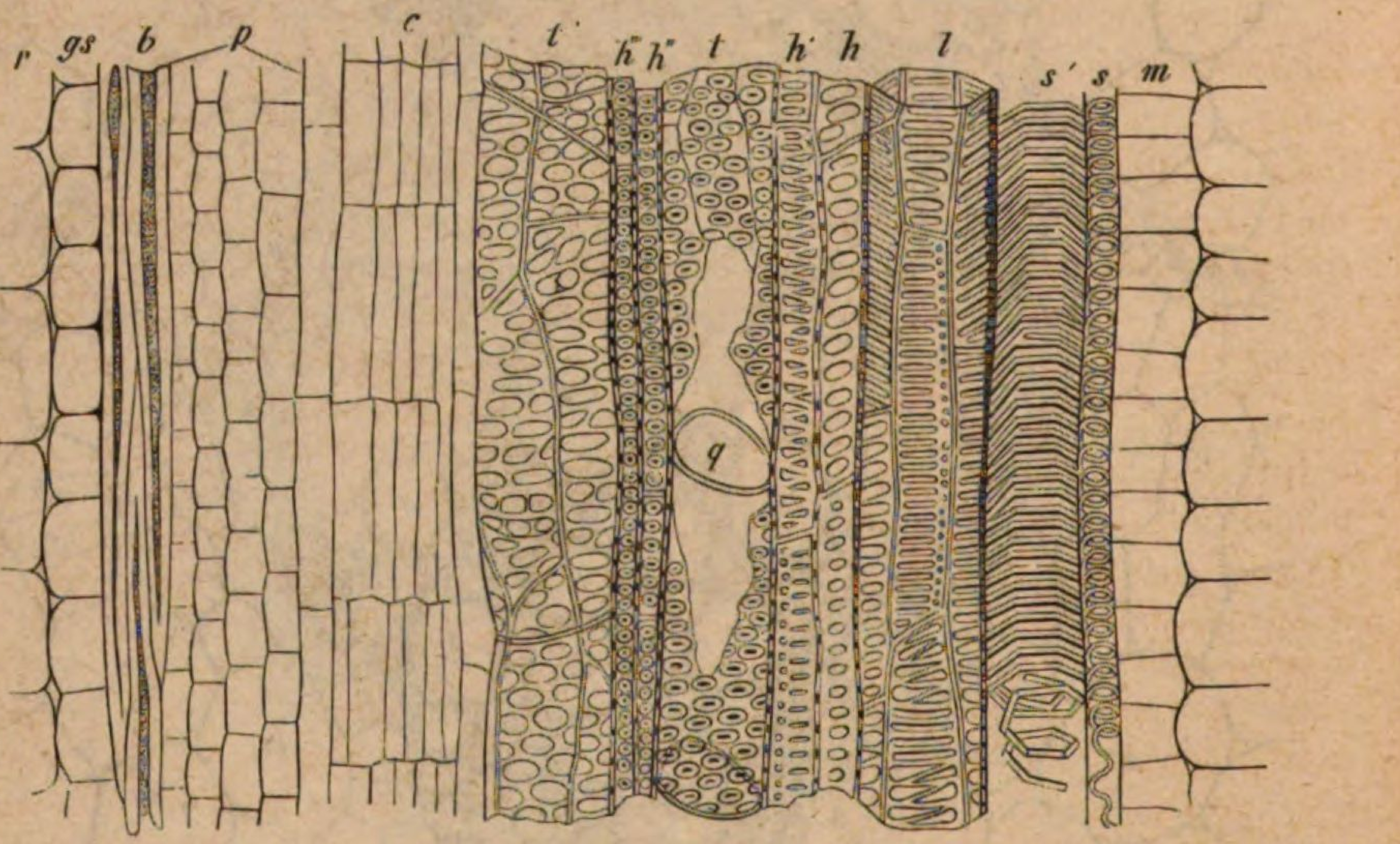


Fig. 85. Längsschnitt des Fibrovasalstranges von Ricinus, dessen Querschnitt in Fig. 84 zu sehen ist; *r* Rindenparenchym, *gs* Gefässbündelscheide; *m* Markparenchym. — *b* Bastfasern, *p* Phloëmparenchym; *c* Cambium; der Zellenzug zwischen *c* und *p* bildet sich später zu einer Siebröhre aus. — Im Xylemtheil des Stranges bilden sich die Elemente von *s* anfangend nach und nach bis *t'* aus; *s* erstes enges sehr langes Schraubengefäss; *s'* weites Schraubengefäss, beide mit abrollbarem Schraubenband; *l* leiterförmig verdicktes Gefäss zum Theil netzartig verdickt; *h* und *h'* Holzzellen; *t* getüpfeltes Gefäss, bei *q* die resorbirte Querwand; *h''* *h'''* Holzzellen; *t'* getüpfeltes Gefäss noch jung, die Tüpfel zeigen erst den äusseren Hof, später tritt die Bildung des innern Porus auf; man bemerkt an der Gefässwand bei *l*, *t*, *t'* die Grenzlinien der benachbarten, weggenommenen Zellen.

Wird der Fibrovasalstrang in frühester Jugend innerhalb eines Organs angelegt, welches später stark in die Länge wächst, so sind die vor dem Längenwachsthum angelegten Elemente (die innersten Gefässe und die äussersten Bastzellen) die längsten, denn sie machen das ganze Längenwachsthum des Organs mit: die später, während der Verlängerung ausgebildeten Elemente sind kürzer, am kürzesten diejenigen, welche nach vollendetem Längenwachsthum des ganzen Organs und Stranges entstehen; dies tritt besonders bei den offenen Strängen der Dicotylen und Coniferen hervor.

Die Ausbildung der Elemente eines Stranges beginnt immer an einzelnen Puncten des Querschnitts und greift von dort aus weiter um sich; dabei gewinnen die nach einander auftretenden Dauerzellen eine verschiedene Ausbildung. Bei den offenen Strängen der Dicotylen und Gymnospermen beginnt die Ausbildung meist mit der Verdickung einzelner Bastzellen auf der peripherischen Seite des

Stranges, etwas später treten einzelne Schraubengefässe (oder Ringgefässe) an der Markseite auf; während nun die Ausbildung des Phloëms centripetal fortschreitet und nach und nach Bastzellen, Gitterzellen, Parenchym, oft abwechselnd wiederholt gebildet werden, entstehen im Xylem centrifugal (bezüglich der Axe des Organs) fortschreitend Ring- oder Spiralgefässe [1]) oder beide, netzförmig verdickte, dann getüpfelte Gefässe, oft abwechselnd mit Holzzellen (Prosenchym und Parenchym). Bei den Coniferen werden später immerfort nur gehöftgetüpfelte Holzprosenchymzellen (neben Xylemstrahlen) erzeugt, so lange der Stamm oder die Wurzel wächst; bei den Dicotylen dagegen wird nach dem ersten Jahr jährlich ein Gemenge von Gefässen und Holzprosenchym, oft vermischt mit Holzparenchym, gebildet. Bei den Bäumen mit Jahrringen im Holzkörper macht sich auch noch eine Periodicität in der Ausbildung der Xylemzellen bemerklich, auf der die Schichtung des Xylems in Jahreslagen beruht. Nicht selten zeigt auch der Phloëmtheil eine solche Schichtung. In dem geschlossenen Strang der Monocotylen ist die Reihenfolge der Ausbildung ähnlich wie bei den vorigen im ersten Jahr; bei Fig. 83 z. B. bildet sich im Xylemtheil zuerst das Ringgefäss *r*, dann das Schraubengefäss *s*, dann rechts und links fortschreitend die getüpfelten Gefässe *gg*, und in der Mitte (radial fortschreitend) die engen getüpfelten Gefässe. Es kommt zuweilen (z. B. bei Calodracon nach Nägeli) vor, dass die Gefässbildung rechts und links fortschreitend vorn den Bogen schliesst und so das Procambium, welches später in Gitterzellen übergeht, von Gefässen umschlossen wird. — Im Blattstiel von Pteris aquilina beginnt in den Procambiumsträngen von elliptischem Querschnitt die Ausbildung des Xylems mit der Entstehung einiger enger Schraubengefässe in den Brennpuncten des Querschnitts; dann werden, der grossen Axe folgend zuerst centrifugal, dann centripetal Treppengefässe erzeugt, bis ein compacter, im

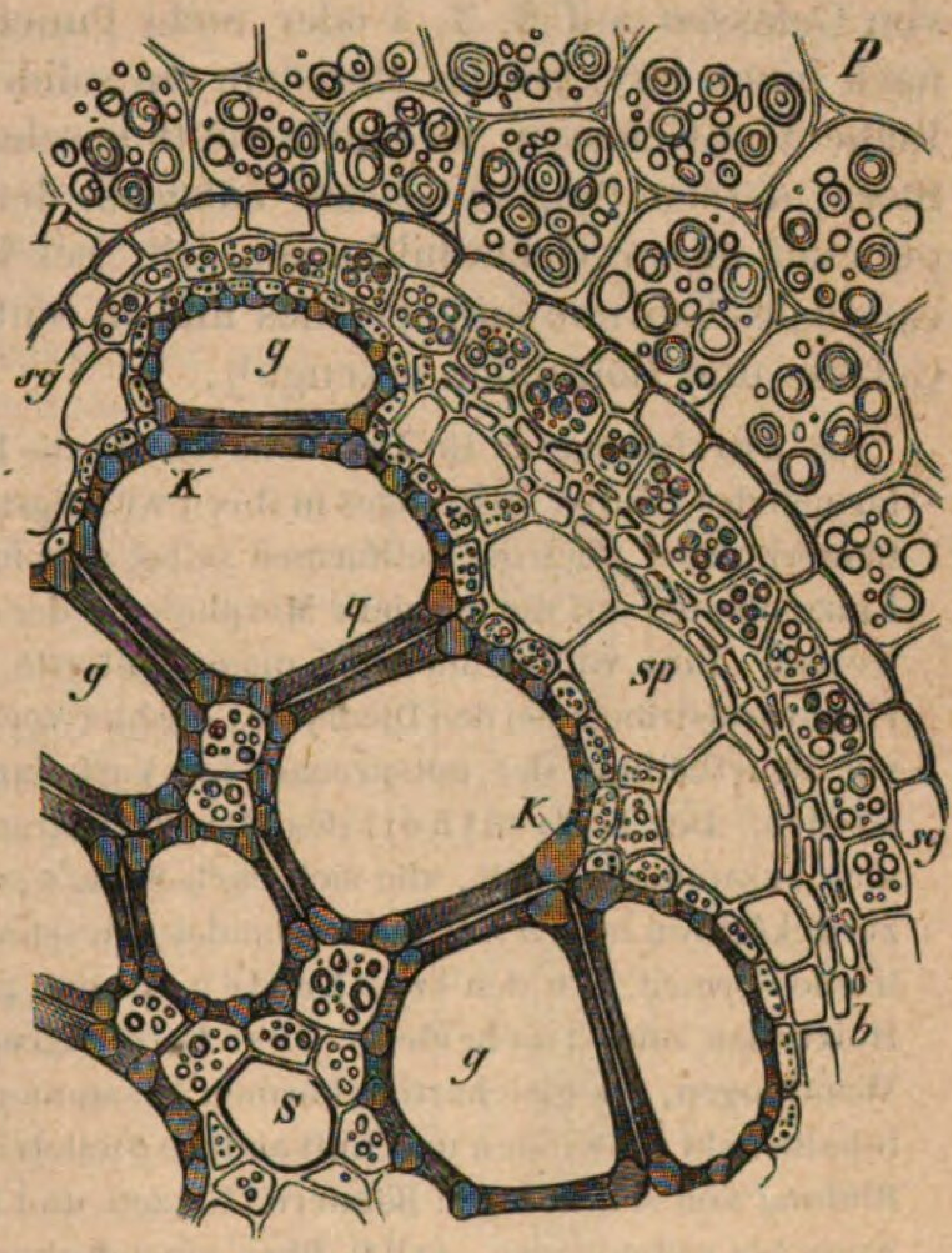


Fig. 86. Ein Viertel des Querschnitts eines der grossen Fibrovasalstränge im Stamme von Pteris aquilina mit einem Theil des umgebenden Parenchyms *P*; letzteres ist mit Stärke erfüllt (im Winter). *s* Schraubengefäss im Brennpunct des elliptischen Querschnittes des Stranges, umgeben von dünnwandigen stärkeführenden (Holz-) Zellen; *g g* die leiterförmig verdickten Gefässe, deren Sructur bei Fig. 29 erläutert wurde; *sp* weite Gitterzellen, zwischen ihnen und dem Xylem liegt eine Schicht im Winter stärkeführender Zellen; *b* bastartige Zellen, mit dicker, weicher Wand; *sg* die Gefässbündelscheide; zwischen *b* und *sg* eine Schicht stärkeführender Zellen.

[1]) Diese werden nur vor der Vollendung des Längenwachsthums des Organes gebildet, dem der Strang angehört.

Querschnitt langgezogener Xylemkörper gebildet ist, in dessen Umgebung das noch übrige Procambium sich in Gitterzellen, Siebröhren und Cambiform, zum Theil in Bastfasern (an der Peripherie) umwandelt.

Die Fibrovasalstränge der Wurzeln entstehen in einem fortbildungsfähigen Gewebe, welches aus dem Urmeristem der Wurzelspitze sich in Form eines soliden, seltener hohlen Cylinders differenzirt. In diesem beginnt die Ausbildung von Gefässen auf 2, 3, 4 oder mehr Puncten der Peripherie und schreitet radial nach innen fort; ist das Meristem ein solider Cylinder, so entsteht eine diametrale Reihe von Gefässen (im Querschnitt gesehen) oder ein 3, 4, 5 bis mehrstrahliger Stern, dessen jüngste Gefässe zunächst der Axe liegen; zwischen den Ausgangspuncten dieser Gefässbildungen tritt bei Wurzeln mit Dickenwachsthum später cambiales Gewebe auf, welches nun in centrifugaler Folge, ähnlich wie im Stamm, Gefässe und Holzzellen erzeugt [1]).

a) Zellformen. Im Text habe ich nur die Lagerungsverhältnisse der einzelnen Gewebeformen des Fibrovasalstranges in ihren wichtigsten Zügen angedeutet; hier mögen noch einige Bemerkungen über die Zellformen selbst nachfolgen, aber auch hier ist wegen zahlreicher Einzelnheiten auf die specielle Morphologie der einzelnen Pflanzenclassen im II. Buch zu verweisen. Ihre vollkommenste, mannigfaltigste Entwickelung gewinnen die Zellformen der Fibrovasalstränge bei den Dicotylen; die hier vorkommenden Formen können daher als Schema zur Beurtheilung der entsprechenden Vorkommnisse bei anderen Pflanzenclassen benutzt werden. Der Xylemtheil des Fibrovasalstranges der Dicotylen ist aus zahlreichen Zellformen zusammengesetzt, die sich nach Sanio's sorgfältigen Untersuchungen [2]) auf drei Typen zurückführen lassen: er unterscheidet 1) tracheale, 2) bastfaserähnliche und 3) parenchymatische Formen. Zu den trachealen Formen gehören die Holzgefässe und die gefässartigen Holzzellen oder Tracheïden. Diese Formengruppe [3]) ist dadurch charakterisirt, dass ihre Wandungen, wo gleichartige Formen zusammentreffen, offene Löcher bilden, dass ihre Zellinhalte bald schwinden und Luft an ihre Stelle tritt; die Verdickungen zeigen eine Neigung zur Bildung von schraubigen Bändern, Netzen und gehöften Tüpfeln. Echte Gefässe entstehen, wenn bei reihenweise, axil [4]) über einanderliegenden Zellen von gleichartiger Ausbildung, die Querwände theilweise oder ganz resorbirt werden und so lange aus vielen Zellen bestehende, luftführende Röhren zu Stande kommen, die sich meist durch ihre grössere Weite vor den benachbarten Holzzellen auszeichnen. Die Querwände können horizontal oder mehr und minder schief gestellt sein; im Allgemeinen richtet sich darnach die Form ihrer Durchbrechung: horizontale Wände werden häufig ganz aufgelöst, oder sie erhalten grosse runde Löcher; je schiefer die Querwand wird, desto mehr nehmen die Perforationen die Form enger, breiter, paralleler Spalten an und die stehen bleibenden Verdickungsleisten der Querwand erscheinen mehr oder minder als Sprossen einer Leiter; nicht selten bilden sich netzartige Verbindungen derselben. Die leiterförmige Querwand findet sich nach Sanio nicht nur bei gehöft getüpfelten und netzförmig verdickten Gefässen, wie man früher annahm, sondern auch bei Schraubengefässen (z. B. bei Casuarina, Olea, Vitis), wo einzelne Windungen des Schraubenbandes unmittelbar in die Leitersprossen übergehen. Die Ablösung

1) Nägeli (Beiträge zur wiss. Bot. I. Heft. Leipzig 1858) hat die anfänglich centripetale Entwickelung der Gefässbündel der Wurzeln entdeckt.

2) Vergleichende Untersuchungen über die Elementarorgane des Holzkörpers v. C. Sanio in Bot. Zeitg. 1863. No. 12 ff. (Ich führe oben die von ihm vorgeschlagenen Gruppen von Zellformen, die er Systeme nennt, in umgekehrter Reihenfolge auf.)

3) In der allgemeinen Charakteristik des trachealen Systems weiche ich von Sanio theilweise ab.

4) Bezüglich der Längsaxe des Fibrovasalstranges.

des Schraubenbandes der zuerst gebildeten Schraubengefässe in sich stark verlängernden Stengeln und Blattstielen beruht wohl nur auf der Ablösung des Bandes von der dünnen, rasch wachsenden Wand, welche dem Gefäss und den Nachbarzellen gemeinsam ist; würde diese Wand aufgelöst und das Band solchergestalt abrollbar, so müssten die benachbarten Zellen ja offen sein. — Wenn die Querwände der einzelnen Gefässzellen sehr schief gestellt sind, so nehmen die letzteren ein prosenchymatisches Ansehen an (Fig. 87) und in je höherem Grade diess der Fall ist, desto mehr erscheint das Gefäss in seiner Ganzheit unterbrochen; im Xylem der Farne ist diess oft in so hohem Grade der Fall, dass man nach Isolirung der einzelnen Zellen durch Mazeration überhaupt nicht die Glieder von Gefässen, sondern spindelförmiges Prosenchym zu finden glaubt (Fig. 29); doch kommen auch hier allerlei Uebergänge zu den typischen, leiterförmigen Querwänden vor.[1]) Die Gefässe mit prosenchymatischen Gliedern bilden nun den unmittelbaren Uebergang zu den gefässartigen Holzzellen (Tracheiden); ist die Form der Zellen derart, dass ein Unterschied von Längs- und Querwand nicht mehr hervortritt, was nur bei entschieden prosenchymatischen Formen möglich ist, so sind die Perforationen der über und der neben einander liegenden Zellen nicht mehr zu unterscheiden, es treten nicht mehr einzelne Zellreihen in besonders ausgezeichneter Weise als continuirliche Röhren hervor, aber ganze Zellencomplexe (Stränge u. s. w.) stehen durch offene gehöfte Tüpfel unter einander in offener Verbindung; so ist es in besonders ausgezeichneter Weise bei den Tracheiden, im Holz der Coniferen (s. Fig. 25, 26). Der Unterschied zwischen ihnen und den echten Gefässen (Holzröhren) liegt in der That nur in diesen Momenten, denn bezüglich der Seitenwände verhalten sich die Holzröhren genau wie Tracheiden, wenn sie offene gehöfte Tüpfel haben (Fig. 27); die einzelnen Glieder der aus prosenchymatischen Zellen zusammengesetzten Gefässe der Farne (Fig. 29) können geradezu als Tracheiden bezeichnet werden.

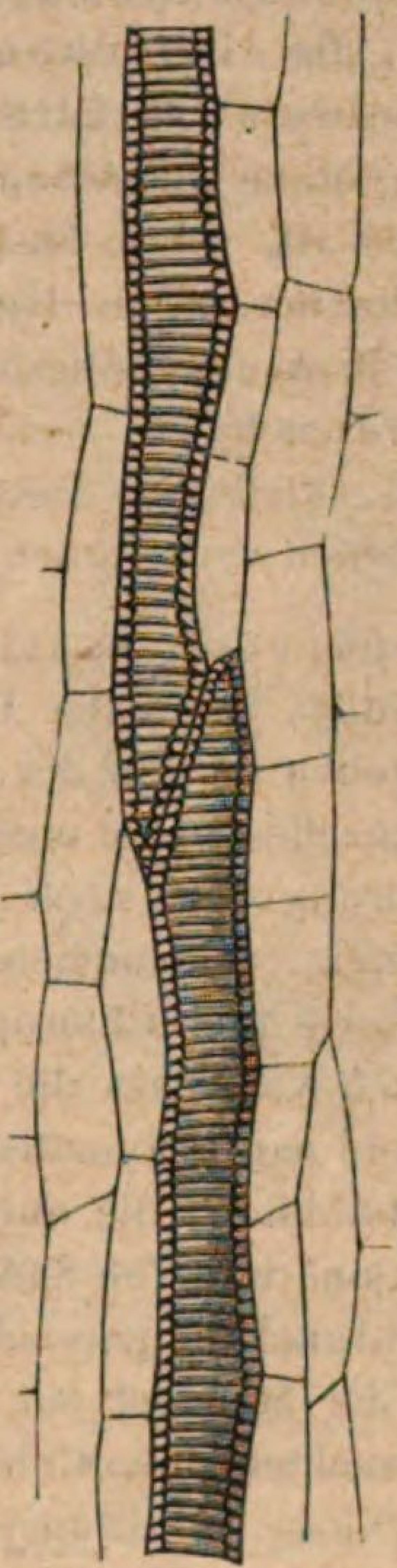


Fig. 87. Aus dem sehr jungen Fibrovasalstrang eines jungen Blattstiels von Scrophularia aquatica; Theil eines Schraubengefässes umgeben von Procambium; zwei schraubenartig verdickte Zellen legen sich prosenchymatisch zusammen; bei der Streckung des Blattstiels werden die jetzt dicht aufeinanderliegenden Windungen des Schraubenbandes auseinandergezogen, dieses löst sich von der dünnen Wandung ab, welche dem Gefäss und den Nachbarzellen gemeinsam ist, und so wird ein abrollbares Schraubenband gebildet.

Sanio's bastfaserähnliche Zellformen des Xylems sind immer prosenchymatisch, spindel- bis faserförmig, im Verhältniss zu ihrem Durchmesser stark verdickt, meist einfach,

1) Vergl. Dippel im amtlichen Bericht der 39. Vers. der Naturforscher und Aerzte 1865 (Giessen), Tafel III, Fig. 7—9. Dippel's Beobachtungen an Kryptogamen und die ganze oben gegebene Darstellung der Gefässbildung, ihr Uebergang zu den Tracheiden und zumal die Thatsache, dass alle luftführenden trachealen Formen offene gehöfte Tüpfel haben, also auch wenn die prosenchymatischen Glieder eines Gefässes nicht durch grosse Löcher, sondern durch enge Spalten u. s. w. verbunden sind, in offener Verbindung stehen (also nicht geschlossene Zellen sind, wie Caspary meint), lassen Caspary's Annahme des Mangels der Gefässe bei den Kryptogamen und vielen Phanerogamen als unrichtig erscheinen (vergl. Caspary: Monatsberichte d. k. Akademie der Wissensch. in Berlin, 1862, 10. Juli).

Bayerische Staatsbibliothek München

zuweilen auch behöft getüpfelt, die Tüpfel klein; immer ohne Schraubenband; während der Ruhezeiten der Vegetation führen sie Stärke; neben der Mittellamelle ihrer Scheidewände liegt öfter eine nicht verholzte gallertartige Verdickungsmasse, die sich mit Iodchlorzink roth-violett färbt und eine Aehnlichkeit mit manchen Bastfasern herstellt; diese Zellen sind gewöhnlich viel länger als die trachealen Formen. Sanio unterscheidet auch hier zwei Formen, die einfachen bastartigen Holzfasern oder Libriform, und die gefächerten Libriformfasern; die letzteren unterscheiden sich von jenen dadurch, dass ihr Lumen durch mehrere dünne Querwände gefächert erscheint, während die gemeinsame Wand der ganzen Faser dick ist. Diese bastähnlichen Zellformen finden sich im Holz der dicotylen Bäume und Sträucher neben den trachealen Elementen und den sogleich zu nennenden anderen Formen in mannigfaltigster Mischung. Bei den Monocotylen dürfte die Scheide dickwandigen Prosenchyms, welche so oft die anderen Elemente des Fibrovasalstranges umgiebt (Fig. 83), vielleicht dieser Formenreihe beigezählt werden; ob die Libriformfasern bei Kryptogamen vorkommen, erscheint mindestens zweifelhaft.

Die parenchymatischen Zellenformen des Xylems sind ungemein verbreitet, zumal dann häufig, wenn der Holzkörper der Fibrovasalstränge eine bedeutende Dicke erreicht. Sie entstehen im Holz der Dicotylen und Gymnospermen nach Sanio durch Quertheilung der Cambiumzellen bevor eine Verdickung derselben auftritt. Die Schwesterzellen zeigen diesen Ursprung meist noch durch die Art ihrer Lagerung; sie sind im ausgebildeten Zustand dünnwandig, mit einfachen geschlossenen Tüpfeln. Ihr Inhalt ist im Winter Stärke, oft enthalten sie auch Chlorophyll, Gerbstoff, oxalsauren Kalk in Krystallen. — Es kommt jedoch auch vor, dass die Cambiumzellen auf der Xylemseite des Stranges sich ohne Quertheilung in parenchymatische, dünnwandige, einfach gehöfte, inhaltführende, langgezogene Zellen umbilden, die nun ebenfalls zu den parenchymatischen Formen der Holzzellen zu rechnen sind und von Sanio als Ersatzzellen bezeichnet werden. Auf diesen letzten Typus sind wohl auch die parenchymatischen Elemente im Xylemtheil der geschlossenen Fibrovasalstränge der Monocotylen und Kryptogamen zurückzuführen; diese dünnwandigen, meist langgestreckten, inhaltführenden Zellen entstehen hier aber nicht aus Cambium (da dieses den geschlossenen Strängen nach unserem Sprachgebrauch fehlt), sondern aus dem Procambium des ganzen Stranges (Fig. 86 neben *S*). Zuweilen erreicht das aus dem Cambium der Dicotylen hervorgehende Holzparenchym (Parenchym des Xylemtheils) eine stärkere Entwickelung, während nur wenige Gefässe und Tracheiden gebildet werden; so ist es in der dicken Rübenwurzel des Rettigs, der Möhre, der Georgine, der Runkelrübe und der Kartoffelknolle. Das scheinbare Mark dieser Organe entspricht seiner Entstehung nach dem Holzkörper eines dicotylen Baumes; aber die Elemente des Xylems sind nicht oder nur wenig (Gefässe) verholzt; der saftreiche Inhalt und die dünnen, weichen Zellhäute lassen dieses Xylem kaum noch als Analogon des gewöhnlichen Holzkörpers erscheinen, obgleich über diese Analogie kein Zweifel bestehen kann.

Die Phloëmschichten des Fibrovasalstranges zeigen bei vollkommener Ausbildung ähnliche Zellformen, wie der Xylemtheil; den Gefässen entsprechen die Siebröhren, dem Holzparenchym entspricht das Bastparenchym (Phloëmparenchym), den Libriformfasern die echten Bastzellen. Wie im Xylem, so können auch hier im Phloëm die verschiedenen Zellformen in mannigfaltigster Mischung, bald wechsellagernd in Schichten, bald unregelmässig vermischt neben einander auftreten. Eine sehr allgemein vorhandene Zellform im Phloëm ist das Cambiform, enge, meist verlängerte, dünnwandige, saftige Zellen, die zuweilen bei sehr dünnen Strängen den einzigen Bestandtheil des Phloëms auszumachen scheinen. Bei vollkommenerer Ausbildung des letzteren treten regelmässig Gitterzellen auf, die sich von den echten Siebröhren nicht immer deutlich unterscheiden lassen; die Bildung der letzteren wurde schon durch Fig 23 u. 24 erläutert. Die Durchbohrung ihrer älteren Siebplatten, zumal an den Querwänden, welche an den axilen Zellreihen schief oder quer liegen können, lässt sich durch Einlegen dünner Schnitte in concentrirte Schwefelsäure, zumal

nach Durchtränkung des Präparates mit Iodlösung, leicht nachweisen;[1] die Zellwände werden gelöst, der protoplasmatische Schleim bleibt (gebräunt) erhalten und lässt die durch ihn bewirkte Erfüllung der Poren der Siebplatte in Form feiner Schleimstränge (Fig. 88 *p*) erkennen. — Gitterzellen (nach v. Mohl) kann man einstweilen diejenigen Zellen nennen, bei denen ähnliche Wandbildungen sichtbar sind, ohne dass die wirkliche Durchbohrung der enge gedrängten Tüpfel (Gitter nach Mohl) bereits nachgewiesen wäre. Hierher gehören die sogen. Vasa propria im Fibrovasalstrang der Monocotylen (Fig. 83 *v*), die von Dippel bei den Kryptogamen entdeckten, von ihm als Bastgefässe benannten Zellformen (Dippel l. c.). Häufig haben die Gitterzellen oder Siebröhren auch an ihren Längswänden Sieb- oder Gitterplatten, besonders dann, wenn zwei derartige Zellen seitlich benachbart sind; diese Platten sind dünnere Stellen der Zellhaut, welche eine feine Punctirung oder gitterartige Verdickung zeigen; ob auch hier wirkliche Durchbohrungen vorkommen, ist noch unbestimmt. — Diese Zellformationen (Cambiform, Gitterzellen, Siebröhren) in Verbindung mit dem Phloëmparenchym, in welches sie eingelagert sind, oder welches zuweilen dickere Schichten bildet, können als W e i c h b a s t zusammengefasst werden im Gegensatz zu dem echten Bast, der zuweilen ganz fehlt (Cucurbita), in anderen Fällen aber sehr reichlich entwickelt ist (Helianthus tuberosus, Stamm; Tilia u. a. m.) und aus langgestreckten, prosenchymatischen, faserförmigen, geschmeidigen, zähen, festen, meist stark verdickten Zellen besteht. Meist sind sie bei Dicotylen bündelweise angeordnet, nicht selten wechsellagernde Schichten mit Weichbast bildend (Weinrebe); doch kommen sie, zumal in den späteren Phloëmtheilen, welche durch das Cambium gebildet werden, auch in einzelnen Fasern vor (Kartoffelstamm und Knolle). Gewöhnlich ist bei dichtgedrängter Lagerung die Mittellamelle der Scheidewand zweier Fasern verholzt oder cuticularisirt (resistent und mit Iod sich gelb färbend), in andern Fällen aber bildet sie eine schleimartige »Intercellularsubstanz«, in welcher die Zellen (auf dem Querschnitt) eingebettet erscheinen (z. B. Cytisus Laburnum nach Sanio, Pinus sylvestris). So wie die Libriformfasern des Holzes können auch die echten Bastfasern des Phloëms durch nachträgliche Quertheilungen gefächert sein (Vitis vinifera, Platanus occidentalis, Aesculus Hippocastanum, Pelargonium roseum, Tamarix gallica nach Sanio l. c., p. 111). So wie man die Libriformfasern des Holzes nach Isolirung durch Mazeration oft verzweigt findet, so auch die Bastfasern, die sich dabei nicht selten auf Kosten des umgebenden weichen Gewebes mehr Freiheiten gestatten (Abies pectinata nach Schacht). — Zuweilen sind die Bastzellen kurz und bei starker Verdickung verholzt, sehr hart (Wurzelknollen von Dahlia). Bei den Apocyneen (z. B. Vinca) sind die sehr langen Bastzellen abwechselnd erweitert und verengt, dabei sehr deutlich gestreift (über milchführende Bastzellen s. unten). Gewöhnlich rechnet man die auf der Aussenseite der Stränge liegenden stark verdickten und verholzten Zellen der Monocotylen zum Bast (Fig. 83 *a*). Die (von Dippel zuerst gefundenen) wirklichen Bastzellen der Equiseten, Farne und Lycopodiaceen sind wenig entwickelt, die

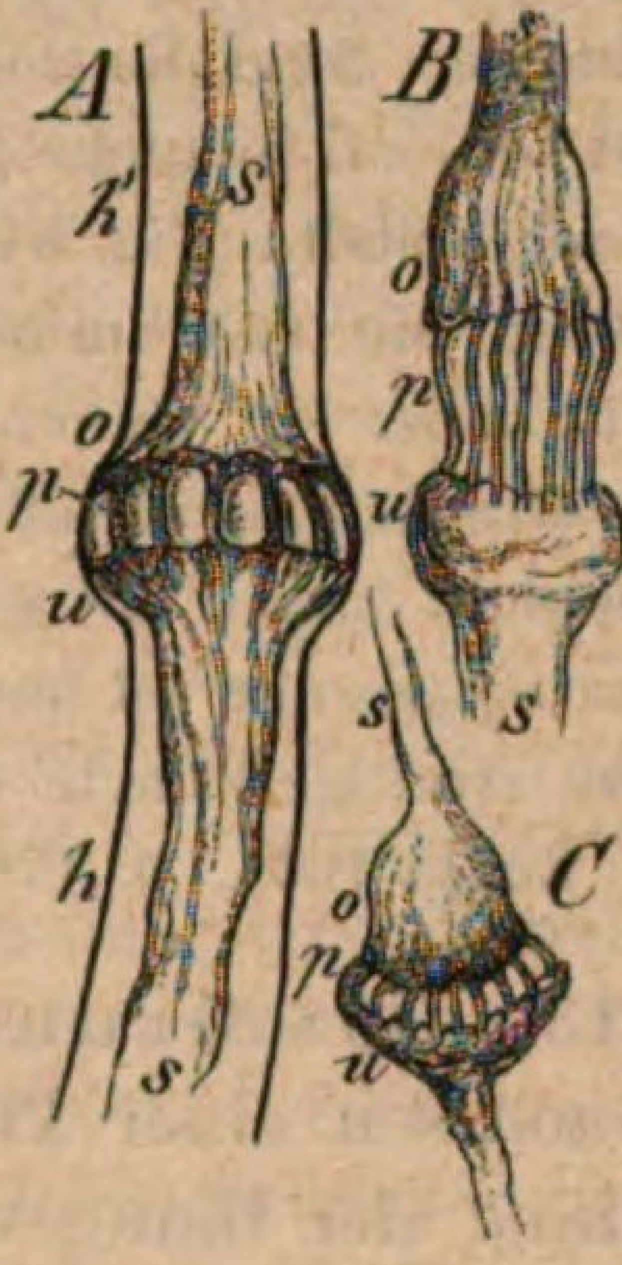


Fig. 88. Verbindungsstücke von Siebröhren, die Durchbohrung der Querwände nach Auflösung der Zellhaut durch Schwefelsäure zeigend. *A* u. *B* aus dem Blattstiel von Cucurbita; *C* aus dem Stamme von Dahlia. Bei *A* ist die Zellhaut *h h'* noch nicht völlig aufgelöst.— *s* der protoplasmatische Schleim, *o* und *u* Anhäufung desselben auf der Ober- und Unterseite der Querwand; *p* die Schleimstränge, welche diese Anhäufungen verbinden und die Poren der Siebplatten ausfüllen (Vergl. Fig. 23 u. 24).

[1] Vergl. Sachs in Flora 1863. p. 68, und andere Beweise für die Durchbohrung bei Hanstein: Die Milchsaftgefässe (Berlin 1864), p. 23 ff.

äusseren Verdickungsschichten ihrer Wände, wie es scheint, meist verschleimt (als »Intercellularsubstanz«) entwickelt[1]).

Alles bisher Gesagte trifft nur die axil gestreckten Elemente der Fibrovasalstränge; die radial gestreckten (Xylem- und Phloëmstrahlen) sind eine Eigenthümlichkeit der offenen Fibrovasalstränge der Dicotylen und Coniferen und werden als zur Charakteristik dieser Klassen gehörend, dort abgehandelt werden.

b) Gefässbündelscheide. Diese Gewebebildung mag hier mit erwähnt werden; man bezeichnet so eine Zellenschicht, welche oft den einzelnen Fibrovasalstrang entweder ganz oder auf seiner Phloëmseite umgiebt, und sich auf dem Querschnitt dadurch bemerklich macht, dass ihre Zellen seitlich durch bezüglich der Strangaxe radiale Wände zusammenhängen. Sind die Gefässbündel in einen Kreis gestellt, so umgiebt eine solche Gewebschicht sehr oft (manche Equiseten und viele Dicotylen) den ganzen Kreis als zusammenhängende Schicht (Fig. 84). Haben die Zellen derselben ein parenchymatisches Aussehen, so führen sie fast immer Stärke, weshalb ich sie früher stärkeführende Schicht gegenannt habe. In manchen Fällen ist die eine dem Strang zugekehrte Seite dieser Zellen stark verdickt und verholzt (Blätter mancher Farne). Die genetische Beziehung dieser Gewebeschicht zum Fibrovasalstrang, oder in anderen Fällen zum »Verdickungsring«, oder zum Grundgewebe ist noch nicht allgemein festgestellt und bietet dieselbe überhaupt noch manche streitige Puncte dar; ich verweise desshalb auf Sanio's kritische Bemerkungen in Botan. Zeitg. 1865. p. 176 ff.

§ 15. Das Grundgewebe. Mit diesem Namen bezeichne ich diejenigen Gewebemassen einer Pflanze oder eines Organes, welche nach der Anlage und Ausbildung der Hautgewebe und der Fibrovasalstränge noch übrig bleiben; das Grundgewebe besteht sehr häufig aus dünnwandigem, mit assimilirten Nahrungsstoffen erfülltem, saftigem Parenchym; nicht selten indessen wird es dickwandig, zuweilen nehmen einzelne Theile desselben die Form strangartiger Gebilde an, welche aus sclerenchymatischen, stark verholzten Prosenchymzellen bestehen. Ueberhaupt können im Grundgewebe ebenso wie im Hautsystem und in den Fibrovasalsträngen die verschiedensten Zellformen und Gewebeformen auftreten; ein Theil des Grundgewebes kann selbst von Anfang an im theilungsfähigen Zustand verharren, während das umgebende in Dauergewebe übergeht, oder es können bestimmte Schichten des Grundgewebes, nachdem es längst in Dauergewebe umgewandelt war, in Zelltheilung übergehen und so ein Theilungsgewebe erzeugen, aus welchem nicht nur neues Grundgewebe, sondern auch Fibrovasalstränge hervorgehen (Aloineen).

Bei den Thallophyten und vielen Muscineen ist die ganze Gewebemasse mit Ausschluss der äusseren oft als Hautgewebe entwickelten Schicht, als Grundgewebe zu betrachten; hier hat aber wegen der Abwesenheit der Fibrovasalstränge diese Unterscheidung einen geringeren praktischen Werth; bei den Laubmoosen mit strangartigen Bildungen im Stamm kann es zweifelhaft erscheinen, ob diese als besondere Formen des Grundgewebes oder als sehr rudimentäre Fibrovasalstränge zu betrachten sind. Die Gefässpflanzen dagegen lassen sofort die Selbständigkeit und Eigenartigkeit des Grundgewebes gegenüber dem Hautsystem

1) Es ist kein Grund vorhanden, die subepidermalen Fasern der Equiseten, das harte, braunwandige Prosenchym im Grundgewebe des Stammes der Baumfarne und von Pteris aquilina und andere, gar nicht den Fibrovasalsträngen angehörige Zellbildungen, Bast zu nennen, wie es manche Schriftsteller thun.

und den Fibrovasalsträngen hervortreten; hier erfüllt es die Zwischenräume der Fibrovasalstränge innerhalb des von den Hautgeweben umschlossenen Raumes. Wo die Fibrovasalstränge geschlossen sind, kein Dickenwachsthum zeigen, da ist es häufig (z. B. bei vielen Farnen) das am massenhaftesten entwickelte Gewebe; wenn dagegen dichtgedrängte Fibrovasalstränge durch fortbildendes Cambium nach und nach grosse Massen von Holz- und Phloëmschichten erzeugen (Coniferen- und viele Dicotylenstämme), da wird das Grundgewebe ein immer unbedeutenderer Theil des ganzen Organs (Stamm und Wurzel). — Die Lagerung der Fibrovasalstränge ist bei Stämmen häufig derart, dass das Grundgewebe in eine innere, von den Strängen umschlossene Markpartie und eine äussere, die Stränge umhüllende Rindenschicht gesondert wird; da die Stränge seitlich nicht oder nur stellenweise zusammenliegen, so bleiben zwischen ihnen noch Partieen des Grundgewebes liegen, welche das Mark mit der Rinde verbinden und als Markverbindungen (Markstrahlen) bezeichnet werden. Bilden die Fibrovasalmassen eines Organs einen axilen soliden Cylinder, wie in manchen Stämmen und den allermeisten Wurzeln, so ist das Grundgewebe nur als Rinde entwickelt.

a) Kritisches. Der ganze Gang meiner Darstellung der Gewebesysteme erfordert die Einführung des Begriffes »Grundgewebe«[1]. Das Bedürfniss dazu war übrigens längst vorhanden, denn man sah sich oft genöthigt, bei anatomischen Darstellungen die Gesammtmasse der Gewebe, welche weder Epidermis noch Fibrovasalstränge sind, irgendwie gemeinsam zu bezeichnen; manche Schriftsteller brauchen in diesem Sinne das Wort Parenchym als Gegensatz zu den Fibrovasalsträngen und zur Epidermis; allein der Sprachgebrauch ist nicht wissenschaftlich; die Fibrovasalstränge enthalten oft auch Parenchym, und umgekehrt ist das Grundgewebe nicht immer parenchymatisch, sondern zuweilen entschieden prosenchymatisch; es kommt überhaupt hier gar nicht auf Zellformen an, sondern auf den Gegensatz verschiedener Gewebesysteme, deren jedes die verschiedensten Zellformen enthalten kann. — Etwas eingehender muss ich meine Darstellung und meinen Sprachgebrauch mit dem Nägeli's vergleichen; man könnte glauben, Nägeli's Protenchym sei synonym mit meinem Grundgewebe; das ist aber nicht der Fall; das Protenchym Nägeli's ist ein viel umfassenderer Begriff; Alles, was ich Grundgewebe nenne, ist Protenchym; aber nicht alles Protenchym ist Grundgewebe. Nägeli[2] sagt nämlich, er wolle das Urmeristem und alle Partieen des Gewebes, die unmittelbar von demselben (d. h. bloss durch Vermittelung von Folgemeristem, nicht aber von Cambium) herkommen, Protenchym (= Proten), das Cambium hingegen und Alles, was direct oder indirect davon abstammt, Epenchym (= Epen) nennen. Als Nägeli diese Begriffsbestimmungen machte, hatte er es wesentlich mit einer Darstellung der Fibrovasalstränge zu thun, und es ist erklärlich, dass er bei dieser Gelegenheit Alles, was nicht zu den Fibrovasalsträngen gehört, gemeinsam unter einem Namen (Proten) bei Seite legte. Für uns aber handelt es sich um eine gleichmässige Darlegung der verschiedenen Differenzirungen der Pflanzengewebe und es ist kein Grund vorhanden, nur den einen Gegensatz von Fibrovasal- und Nichtfibrovasalmassen (Epenchym und Protenchym) hervorzuheben, die übrigen Differenzirungen aber als minder wichtig zu betrachten; daher zerfällt für mich das Protenchym Nägeli's in drei mit seinem Epen gleich berechtigte Begriffe; zunächst ist das Urmeristem ebenso sehr den Fibrovasalmassen (Epenchym) entgegenzustellen, wie den Hautgeweben und dem Grundgewebe; denn aus ihnen entwickeln sie sich ja sämmtlich. Man könnte nun den Begriff Proten, nachdem das Urmeristem daraus entfernt ist, auf die Hautgewebe und die Grundgewebe gleichzeitig anwenden; allein ich sehe keinen Grund,

1) Das Wort ist nicht gerade schön, es wollte sich kein besseres finden.
2) Dessen Beiträge zur wiss. Bot. Heft I. p. 4.

der uns nöthigte, gerade diesen Gegensatz allein hervorzuheben; die Natur zeigt vielmehr, dass die Differenzirung von Hautgeweben und Grundgeweben eine ebenso durchgreifende ist, wie die zwischen Fibrovasalsträngen und Grundgewebe. Aus dem Allen folgt nun, dass Urmeristem, Hautgewebe, Fibrovasalstränge und Grundgewebe gleichberechtigte Begriffe sind; in jedem der drei differenzirten Gewebe finden wir die verschiedensten Zellformen, in jedem kann auch Folgemeristem entstehen: im Fibrovasalstrang ist das Cambium ein solches, die ganze junge Epidermis ist ein Bildungsgewebe in ebenso eminentem Sinne, wie das Cambium; wenn dieses Gefässe, Holz und Bast u. s. w. bildet, so erzeugt jene Haare, Spaltöffnungen, Stacheln u. s. w.; das Phellogen, zum Hautsystem gehörig, tritt noch entschiedener als Bildungsgewebe auf; endlich kann auch im Grundgewebe ein Theil längere Zeit als Bildungsgewebe verharren, oder nachträglich ein Bildungsgewebe erzeugen (z. B. das Meristem der Dracaenenstämme, welches das Dickenwachsthum derselben vermittelt und sogar neue Fibrovasalstränge bildet).

b) Beispiele. Sehr einfach und ungestört durch nachträgliche Neubildungen tritt das Verhältniss der drei Gewebesysteme in den Laubblättern der Farne und meisten Phanerogamen hervor; hier ist das Grundgewebe gewöhnlich das vorherrschende System und in verschiedenen Zellenformen entwickelt. Vereinzelte, durch Grundgewebe getrennte Fibrovasalstränge durchziehen den Blattstiel, um sich in der Blattspreite zu vertheilen; im Stiel sind sie gewöhnlich von einem weitzelligen, dünnwandigen, axil gestreckten parenchymatischen Grundgewebe umgeben, dieses bildet auch um die stärkeren Stränge der Spreite scheidenartige Umhüllungen, welche als die Nerven des Blattes auf der Unterseite hervorragen; die feineren und feinsten Aeste aber verlaufen in dem sogenannten Mesophyll, d. h. einer besonderen Form des Grundgewebes, ausgezeichnet durch den Gehalt an Chlorophyll und die dünnen Zellwände; nicht selten nehmen einzelne Zellen des Grundgewebes der Blattspreite ganz sonderbare Formen an (z. B. die sternförmigen grossen Zellen im Blatt von Camellia japonica, die wie Pfosten aufgerichteten Zellen, auf welche die Spaltöffnungen der Hakeablätter gewissermassen gestützt sind). Alle diese Gewebebildungen sind umhüllt von der Epidermis, nicht selten noch von subepidermalen Geweben. In den Carpellblättern der Phanerogamen findet häufig eine mannigfaltigere Differenzirung des Grundgewebes statt; ich will nur die Bildung der sogenannten Steinschalen der Drupaceen anführen; die Steinschale ist hier die innere Gewebslage desselben Blattgebildes, dessen äussere Lagen das saftige Fruchtfleisch bilden; beides ist Grundgewebe des Carpells, jenes sclerenchymatisch, dieses saftig parenchymatisch, beide von Fibrovasalsträngen durchzogen. — Ebenso klar ist das Verhältniss in den Stämmen der Farne, unter denen die Baumfarne und Pteris aquilina noch desshalb für uns von besonderem Interesse sind, weil hier das Grundgewebe in zwei ganz verschiedenen Gewebeformen auftritt; die überwiegende Masse desselben besteht z. B. bei Pteris aquilina (Fig. 82) aus einem dünnwandigen, farblosen, im Winter stärkereichen, schleimigsaftigen Parenchym, in welchem parallel mit den Fibrovasalsträngen noch fadenförmige oder bandartige Züge dickwandiger, prosenchymatischer, dunkelbrauner Sclerenchymstränge verlaufen; sie haben mit den Fibrovasalsträngen nichts gemein, sie sind nur eine besondere Form des Grundgewebes, welches bei den Kryptogamen auch sonst in prosenchymatischen Formen auftritt. Die Neigung zur prosenchymatischen Ausbildung der Zellen des Grundgewebes tritt besonders auch bei den Lycopodiaceenstämmen hervor; bei Selaginella denticulata (Fig. 89 *A*) z. B. ist der axile Fibrovasalstrang von einem sehr lockeren Parenchym umgeben, welches grosse Intercellularräume bildet; dieser innerste Theil des Grundgewebes ist von einem interstitienlosen dünnwandigen Gewebe umhüllt, welches sich auf dem Längsschnitt als prosenchymatisch gebildet erweist; die Zellen sind oben und unten zugespitzt und schieben sich tief zwischen einander hinein; nach der Peripherie hin werden sie immer enger und spitzer; die äussern sind dunkelwandig, sie bilden das allmählich in jenes Grundgewebe übergehende Hautsystem. Bei Lycopodium Chamaecyparissus (*B*) ist der aus mehreren Fibrovasalsträngen bestehende axile Cylinder umgeben von einer dicken Lage sehr verdickten Prosenchyms; die Zellen sind im

jungen Stamme denen von Selaginella ähnlich, aber hier kommt später noch die enorme Verdickung zu der prosenchymatischen Form der Zellen des Grundgewebes hinzu; dieses ist seinerseits noch von einer Gewebslage umhüllt, deren Zellen dünnwandig und nicht prosenchymatisch sind; diese Schicht ist eine abwärts gehende Fortsetzung des Grundgewebes der Blätter, welches den Stamm überall umhüllt und selbst von einer deutlich ausgebildeten Epidermis überzogen wird. Das gesammte Grundgewebe im Stamm der höheren Kryptogamen, im Stamm der meisten Monocotylen und vieler Dicotylen, ebenso in allen Blättern und in allen noch nicht durch Dickenwachsthum entstellten Wurzeln ist unmittelbar aus dem Urmeristem dieser Organe durch weitere Ausbildung gleichzeitig mit den Fibrovasalsträngen und den Hautgeweben hervorgegangen. Bei den mit Dickenwachsthum begabten Stämmen und Wurzeln vieler Phanerogamen kommt es aber vor, dass innerhalb des Grundgewebes sich schon anfangs oder nachträglich Meristem bildet, aus welchem dann secundäres Grundgewebe neben secundären Fibrovasalsträngen erzeugt wird. Ganz klar tritt dieses Verhalten im Stamm von Dracaena, Aletris, Yucca, Aloë, Lomatophyllum, Calodracon hervor.[1]) Bei Dracaena und Aletris bilden sich im Urmeristem der Stammspitze isolirte Fibrovasalstränge, während das ganze sie umgebende und sie von der Epidermis trennende Grundgewebe sich in Parenchym umwandelt und in Dauergewebe übergeht; aber nach längerer Zeit (bei Aletris fragrans etwa 4—5 Ctm. unter der Stammspitze, bei Dracaena reflexa nach Millardet erst 17—18 Ctm. unterhalb des Gipfels) beginnt in einer der Zellschichten des Grundgewebes, welche die äusseren Fibrovasalstränge unmittelbar um

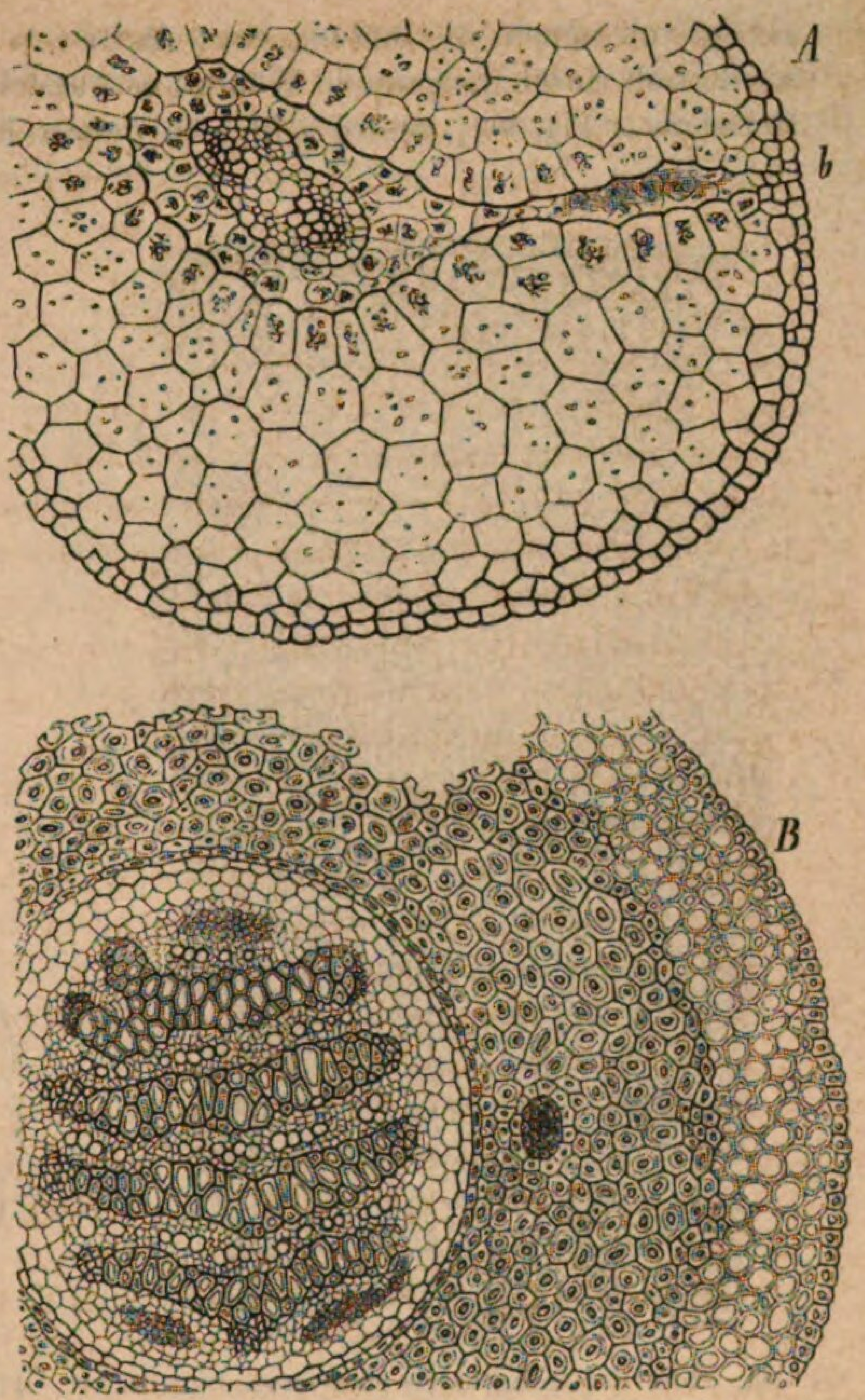


Fig. 89. *A* Querschnitt des Stammes von Selaginella denticulata; der Fibrovasalstrang ist noch nicht ganz ausgebildet; die Gefässe sind an beiden Seiten schon verholzt, im Centrum noch nicht; *b* luftführende Intercellularräume in dem den Strang umhüllenden Parenchym; gegen *b* der einem zum Blatt ausbiegenden Strange entsprechende Theil dieses Gewebes. — *B* Querschnitt des ausgebildeten Stammes von Lycopodium Chamaecyparissus; der axile Gewebecylinder besteht aus dicht gedrängten und verschmolzenen Fibrovasalsträngen; die vier Xylemtheile derselben sind ganz gesondert, sie bilden auf dem Querschnitt vier Bänder, zwischen denen und um welche herum die engeren Zellen des Phloëms sich finden; die Phloëmtheile der vier Stränge sind verschmolzen; zwischen je zwei Xylemsträngen bemerkt man eine Reihe weiterer Zellen, die Gitterzellen oder Siebröhren; die an der rechten und linken Kante jedes Xylemtheils liegenden engen Zellen sind Spiralfaserzellen (auch bei *A*). In dem dickwandigen prosenchymatischen Grundgewebe, welches den axilen Cylinder umhüllt, sieht man den dunklen Querschnitt eines dünnen Fibrovasalstranges, der zu einem Blatt hinausbiegt; er besteht fast ausschliesslich aus langen Spiralfaserzellen (Vergr. von *A* und *B* etwa 90).

1) Vergl. die sehr klare Darstellung von Millardet: »Sur l'anatomie et le développement du corps ligneux dans les genres Yucca et Dracaena (extrait des mém. de la société imperiale des sciences nat. de Cherbourg F. XI, 1865«) und Nägeli, Beitr. zur wiss. Bot., Heft I, p. 21.

geben, von neuem die Bildung eines Meristems; die betreffenden Dauerzellen theilen sich wiederholt durch tangentiale Wände; es entsteht (im Querschnitt gesehen) ein Gürtel von Meristem (x Fig. 90), dessen Zellen in radiale Reihen geordnet sind. In diesem Meristem

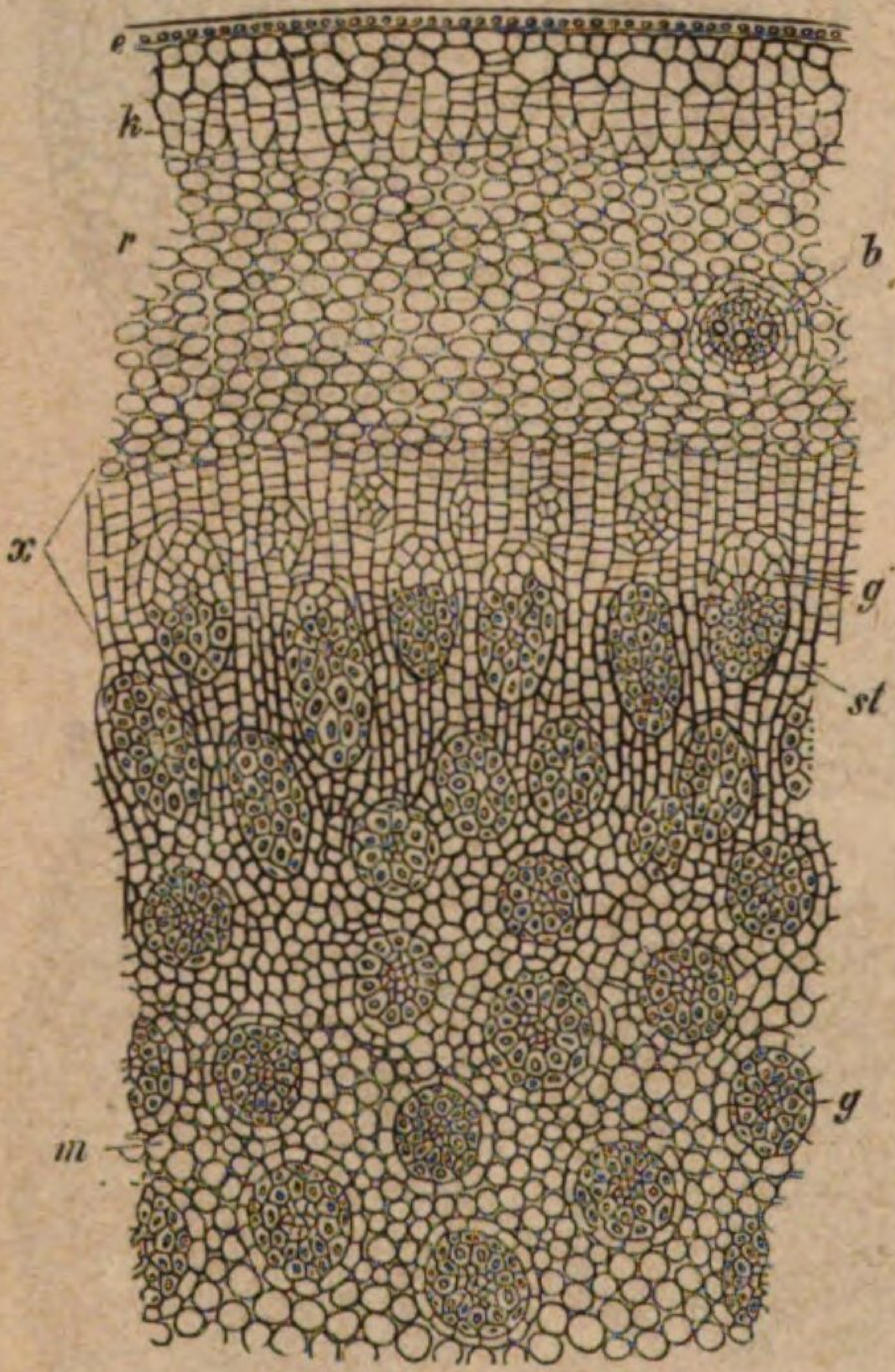


Fig. 90. Theil des Querschnitts eines etwa 13 Mill. dicken und 1 Meter hohen Stammes von Dracaena (wahrscheinlich reflexa), etwa 20 Ctm. unter dem Gipfel. — *e* Epidermis, *k* Kork (Periderm), *r* Rindentheil des Grundgewebes, *b* Querschnitt eines Fibrovasalstranges der zu einem Blatt hinausbiegt; *m* das primäre Grundgewebe (Mark), *g* die primären Stränge; *x* der Meristemgürtel, in welchem noch sehr junge Fibrovasalstränge zu sehen sind, während ältere *g* schon halb oder ganz aus ihm herausgetreten sind, da sich sein innerer Theil in strahlenartig geordnetes Grundgewebe *st* umwandelt.

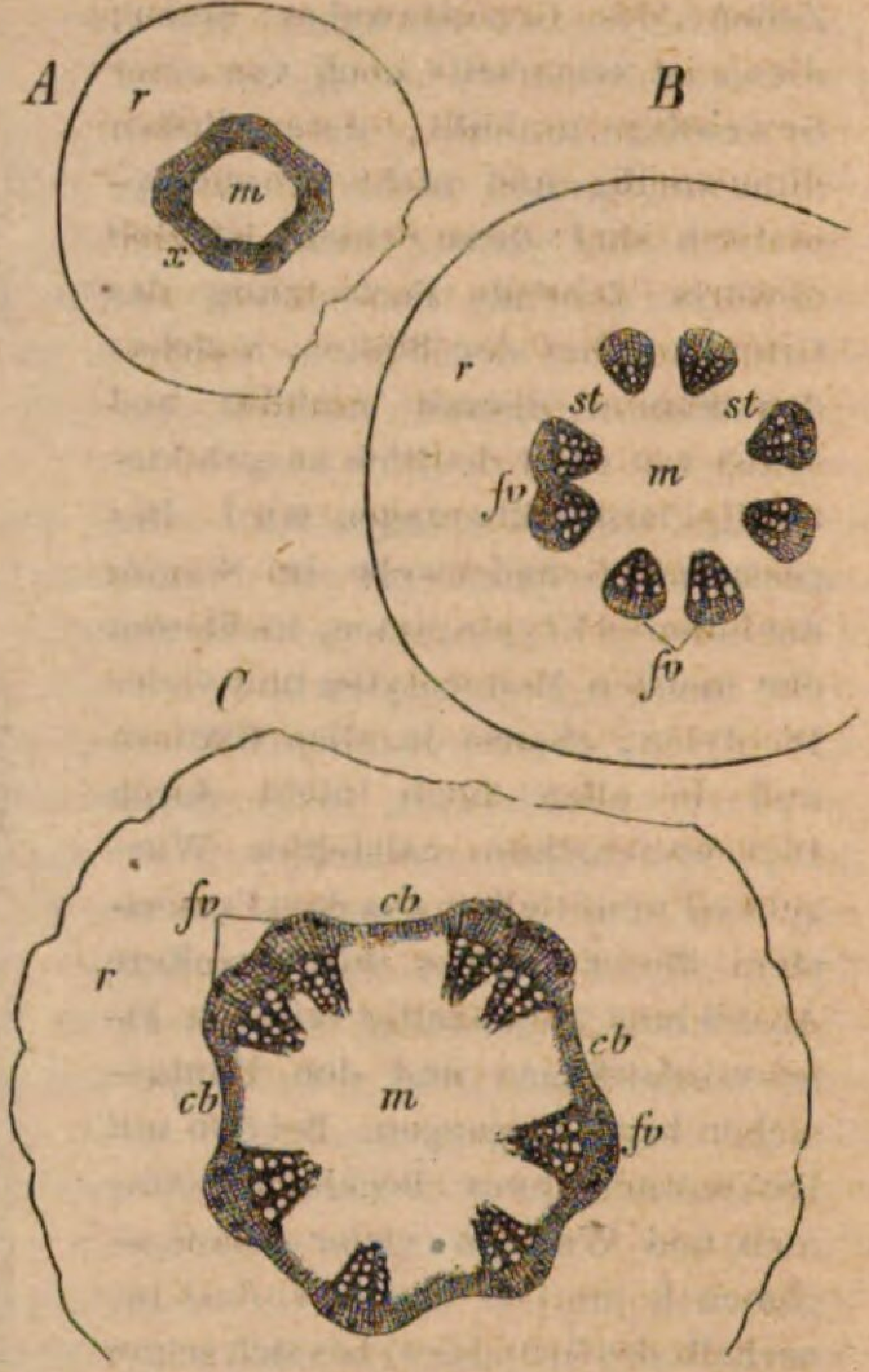


Fig. 91. Ricinus communis, Querschnitt durch die Mitte des hypocotylen Gliedes während verschiedener Keimungsstadien; *A* nach Austritt der Wurzel aus der Samenschale, *B* nachdem das hypocotyle Glied etwa 2 Ctm. lang geworden, *C* am Ende der Keimung. *m* Mark, *r* Rinde, *x* fortbildungsfähiger Gewebering (wohl Sanio's Verdickungsring entsprechend); *st* Markverbindungen oder Markstrahlen; *fv* Fibrovasalstränge; *cb* Ueberbrückungen der Markverbindungen durch Folgemeristem, welches später Xylem und Phloëm erzeugt und echtes Cambium bildet.

werden neue Fibrovasalstränge erzeugt, indem eine, zwei oder mehr benachbarte Zellen des Querschnitts sich durch verschieden gestellte Längswände wiederholt theilen; aus den so entstandenen Procambiumsträngen gehen unmittelbar die Zellen der Fibrovasalstränge hervor; das dazwischen liegende Meristem geht ebenfalls in Dauergewebe über und zwar in derbwandiges Parenchym, welches nun das secundäre Grundgewebe zwischen den secundären Fibrovasalsträngen darstellt; indem die nach innen gekehrten Zellen des Verdickungsringes centrifugal fortschreitend in Dauergewebe übergehen, während die äussern sich wiederholt theilen, bewegt sich der ganze Ring centrifugal fort und lässt die neuen Stränge und Parenchymzellen zurück. Bei Yucca fand Millardet die Entstehung des Meristemringes (Verdickungsringes) schon 3 Millim. unterhalb der Stammspitze; bei Calodracon bleibt nach Nägeli sogleich ein Meristemring übrig, wenn in der Stammspitze die Stränge und das Grundgewebe sich differenziren; auch dieses erzeugt später neue Stränge und secundäres Grundgewebe. Bei den Dicotylen und Coniferen treten ähnliche Verhältnisse noch viel häufiger und mit manchen Complicationen auf, deren Betrachtung ich im II. Buche aufneh-

men werde. Nur ein Beispiel will ich hier beschreiben, da es geeignet ist, das Verhältniss des Grundgewebes zu den Fibrovasalsträngen von einer neuen Seite zu zeigen. In dem hypocotylen Stengelglied von Ricinus communis findet man am Anfang der Keimung auf dem Querschnitt einen Ring von fortbildungsfähigem Gewebe (*x* Fig. 91 *A*), durch den das Grundgewebe in Mark (*m*) und in Rinde (*r*) getheilt wird; schon um diese Zeit deuten 8 Gruppen enger Spiralgefässe die Differenzirung von ebenso vielen Fibrovasalsträngen an; später differenzirt sich das fortbildungsfähige Gewebe (*B*) in 8 völlig isolirte Fibrovasalstränge (*fv*) und ebenso viele dazwischen liegende Partieen von parenchymatischem Grundgewebe (*st*), welches durch Nichts von dem des Markes und der Rinde verschieden ist (vergl. Fig. 92 *B*); die Fibrovasalstränge sind jetzt also durch Markstrahlen getrennt. Dieser Zustand dauert indessen nicht lange, denn sobald das Stammglied sich verlängert und verdickt hat und die körnigen Stoffe des Grundgewebes meist verbraucht sind, beginnt in denjenigen Zellen der Markstrahlen, welche zwischen den Cambiumschichten von je zwei benachbarten Strängen liegen, wiederholte Theilung durch tangentiale Wände aufzutreten (Fig. 91 *C cb*); es wird so gewissermassen eine Brücke von Folgemeristem zwischen den Cambiumschichten der Bündel hergestellt; so kommt abermals ein geschlossener Ring von fortbildungsfähigem Gewebe zu Stande, der ebenfalls die Verdickung des Stammtheils bewirkt und daher als Verdickungsring bezeichnet werden kann; nur ist seine Entstehung eine etwas andere, als bei Dracaena und ihren Verwandten. Dort besteht der Verdickungsring ganz aus Folgemeristem, welches aus dem Grundgewebe entstand, die neugebildeten Fibrovasalstränge liegen in dem Verdickungsring; hier dagegen besteht der Ring (*C*, *cb*) aus Cambium, welches in den Gefässbündeln liegt und aus Folgemeristem, welches aus dem Grundgewebe hervorgegangen ist; hier geht also umgekehrt der Verdickungsring durch die Fibrovasalstränge; aber das Grundgewebe, welches die Ergänzungsstücke des Ringes zwischen den Strängen liefert, ist selbst erst vor Kurzem aus einem fortbildungsfähigen Gewebe hervorgegangen. Später erzeugt nun das Cambium der Stränge beständig neues Xylem, das Meristem zwischen diesen thut dasselbe, und so wird ein geschlossener Xylemring (d. h. ein Hohlcylinder) gebildet, der fortwährend an Dicke zunimmt; gleichzeitig bildet dasselbe Verdickungsgewebe nach aussen hin immer neue Phloëmschichten; sobald dies stattfindet, hört jeder sichtbare Unterschied zwischen dem ursprünglichen Cambium der Stränge und

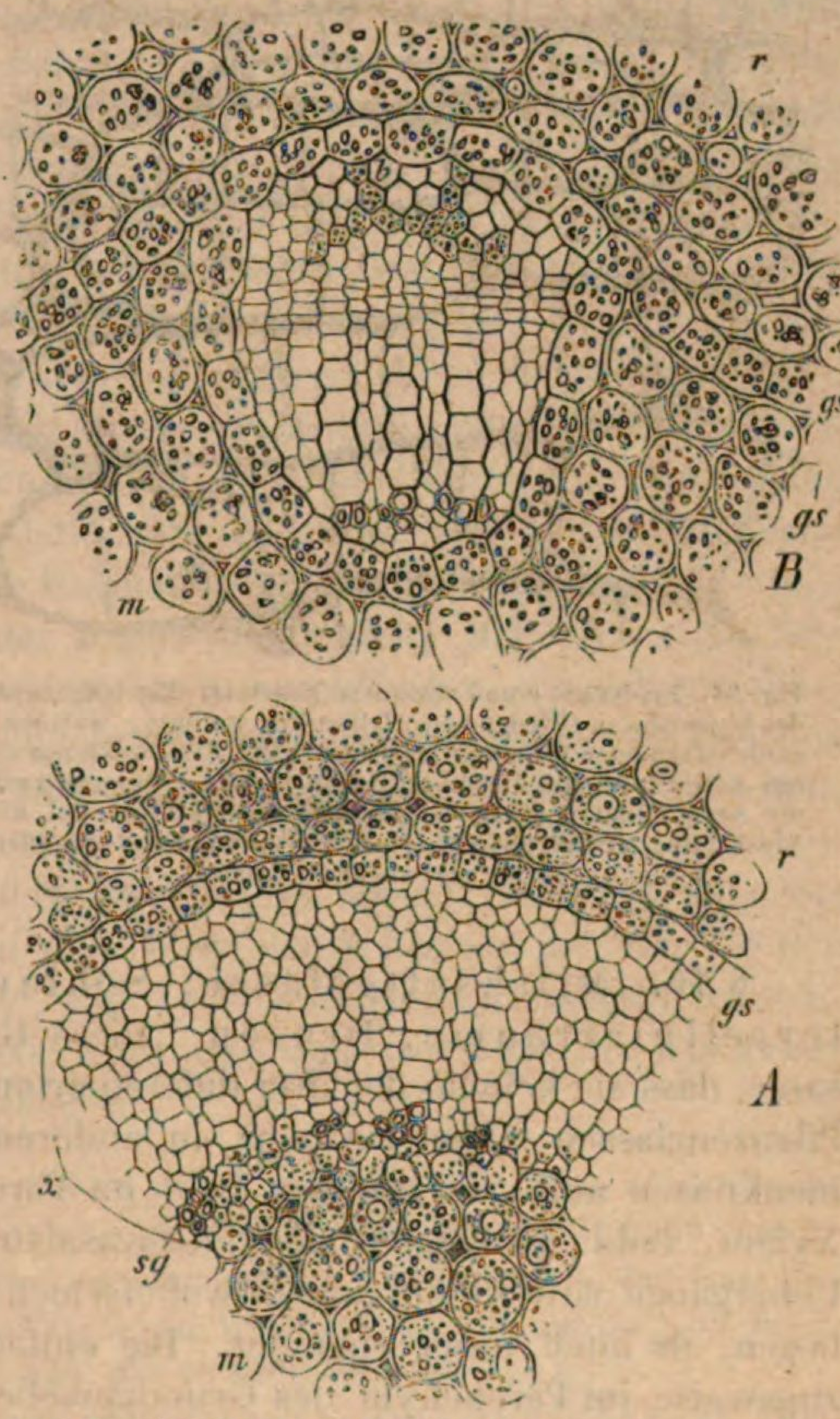


Fig. 92. *A* ein Theil von Fig. 91 *A* stärker vergrössert; *sg* Spiralgefässe, *gs* Gefässbündelscheide; *B* ein Theil von *B* Fig. 91 stärker vergrössert; in dem nun isolirten Fibrovasalstrang entsteht durch tangentiale Theilungen echtes Cambium: die übrigen Buchstaben wie in Fig. 91. — Man vergl. Fig. 84, welche einen Theil von Fig. 91 *C* in derselben Vergrösserung wie *A* und *B* Fig. 92 darstellt.

dem Folgemeristem zwischen ihnen auf; man hat einen geschlossenen Cambiumring. Die nun beständig gebildeten Fibrovasalmassen häufen sich mächtig an, das ursprünglich vorhandene Grundgewebe tritt immer mehr der Masse nach zurück. Durch die Umfangszunahme des Fibrovasalkörpers im Stammglied wird Epidermis und Rindenparenchym passiv ausgedehnt, die Zellen derselben wachsen dem Zuge folgend lebhaft in tangentialer Richtung; ihre ursprüngliche Form wird aber wieder hergestellt, da sie sich durch radiale Wände theilen; so wird also auch der ganze Rindentheil des ursprünglichen Grundgewebes und die Epidermis durch die im Fibrovasalkörper stattfindenden Vorgänge zu nachträglichen Theilungen veranlasst; Fig. 93 stellt diese Verhältnisse in dem sich verdickenden hypocotylen Stammglied von Helianthus annuus dar, die Figur kann aber ebenso gut für Ricinus gelten.

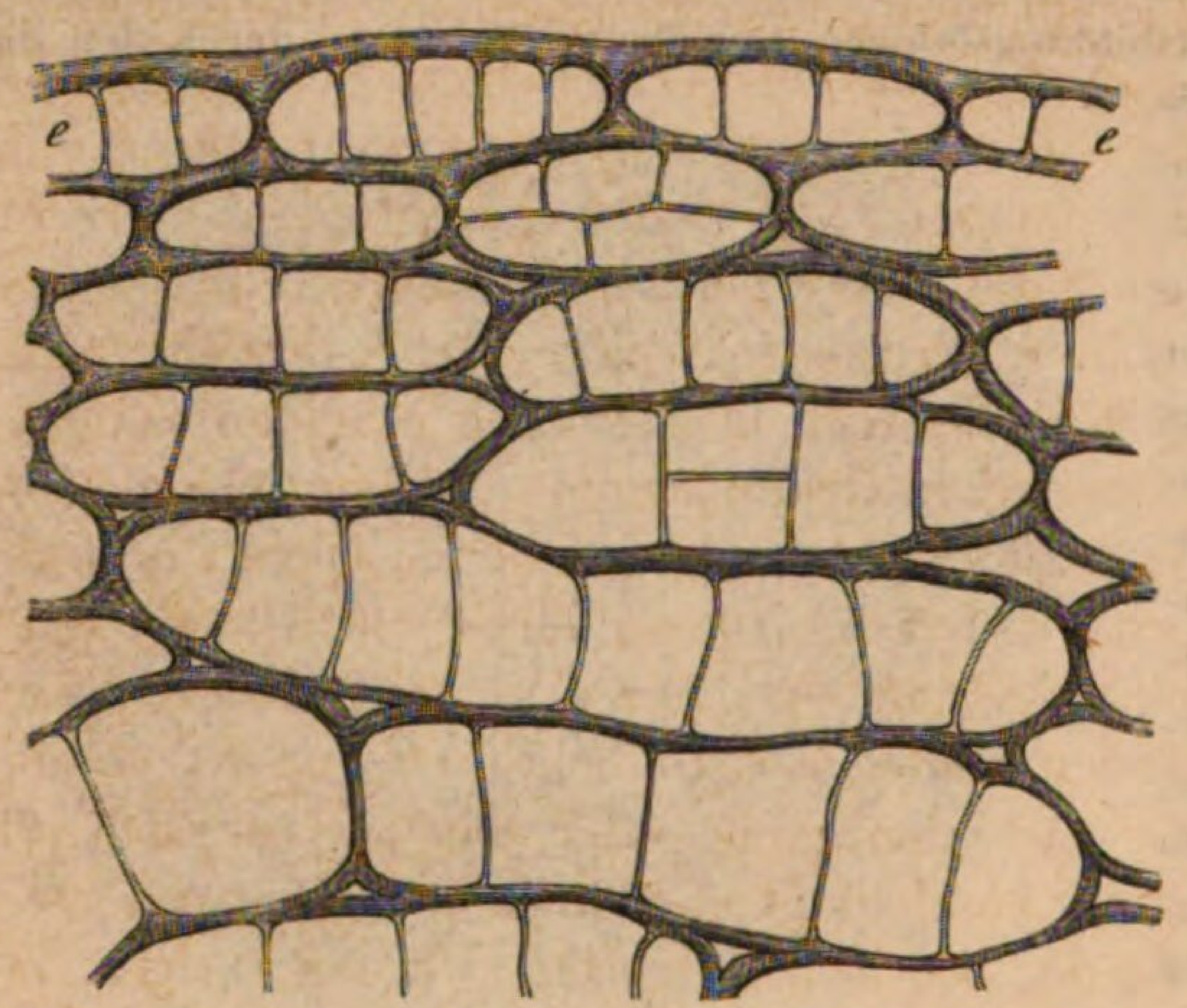


Fig. 93. Epidermis *e* und darunter liegendes Rindenparenchym des hypocotylen Gliedes von Helianthus annuus, welches sich nach vollendeter Keimung rasch verdickt; die dunkleren dickeren Zellwände sind die ursprünglichen, die dünneren radialen die neugebildeten. Von besonderem Interesse ist bei diesem Vorgang das starke tangentiale Wachsthum auch der Epidermiszellen sammt ihrer Cuticula.

§ 16. Milchsaftgefässe, Schlauchgefässe, saftführende Intercellularräume, Drüsen. Diese Gewebebildungen haben das Gemeinsame, dass sie keinem der drei differenzirten Gewebesysteme angehören, manchen Pflanzenclassen fehlen sie ganz, in anderen treten sie nur bei bestimmten Formenkreisen auf; sie kommen bald im Parenchym des Grundgewebes, bald im Xylem, bald im Phloëm der Fibrovasalstränge vor. Sie zeigen mannigfaltige Uebergänge sowohl zu den Gewebeformen der Systeme, innerhalb welcher sie liegen, als auch unter einander. Die einfacheren Schlauchgefässe, die sich vorzugsweise im Parenchym des Grundgewebes vieler Monocotylen vorfinden, weichen nur durch grössere Länge der Zellen und reihenweise Verbindung derselben von den umgebenden Parenchymzellen ab; bei weiterer Ausbildung gehen diese Reihen in Zellfusionen über, die Querwände werden aufgelöst und so längere, meist nahe der Epidermis hinziehende Schläuche gebildet; von ihnen zu den echten Milchsaftgefässen ist nur ein Schritt; auch sie sind Zellfusionen, Verschmelzungen gradliniger oder verzweigter anastomosirender Zellreihen; diese mit milchigem Saft erfüllten Canäle liegen häufig in dem Phloëmtheil der Stränge und begleiten diese durch alle Theile der Pflanze, ein continuirliches System in dieser darstellend; sie kommen auch im Xylem vor (Carica), wo sie aus der Verschmelzung parenchymatischer Zellen entstehend, die Gefässe umspinnen, und durch die Markstrahlen selbst in die Rinde hinaustreten; in noch anderen Fällen verlaufen sie im Grundgewebe des Markes oder der Rinde; ihre Wandung ist meist sehr dünn, wenn sie aus der schon im Urmeristem erfolgenden Verschmelzung von parenchymatischen Zellen hervorgehen, sie kann aber auch dick werden, und es ist kaum zweifelhaft, dass in manchen Fällen (Apocyneen, Euphor-

biaceen) die Bastfasern selbst in Milchsaftgefässe umgewandelt werden; bei manchen Aroideen ist es nach Hanstein sogar wahrscheinlich, dass Gefässe des Xylems die Form und Function von Milchsaftgefässen annehmen. Die morphologische Bedeutung dieser Organe kann also eine sehr verschiedene sein; physiologisch haben sie das gemeinsam, dass sie gelöste und fein vertheilte Stoffe (Emulsionen) enthalten, die in ihnen offene Bahnen rascher Bewegung finden. Derselbe Zweck wird in der Pflanze aber auch dadurch erreicht, dass Zellen ihre Inhaltstoffe in bestimmt geformte Intercellularräume ergiessen, welche gleich den Milchsaftgefässen, ein zusammenhängendes Canalsystem in der Pflanze bilden können; auch sie werden bald im parenchymatischen Grundgewebe, bald im Xylem, bald im Phloëm der Stränge erzeugt; sie unterscheiden sich von jenen leicht durch die besondere Anordnung der umgebenden Zellen. Die in ihnen enthaltenen Säfte können limpid, schleimig, gummihaltig sein (Araliaceen), oder es mischt sich ihnen eine Emulsion von harzbildenden Stoffen bei (Umbelliferen), oder der Gang enthält ein harzlieferndes ätherisches Oel (Coniferen), oder aber andere riechende und gefärbte Flüssigkeiten von ölartiger Beschaffenheit (Compositen, Umbelliferen). Kaum morphologisch bestimmbar ist der Begriff der Drüsen. Mit den vorigen Gebilden theilen sie die Eigenschaft, gewisse Stoffe zu enthalten, die sich physikalisch und chemisch von denen ihrer Umgebung scharf unterscheiden; sie weichen aber von jenen dadurch ab, dass sie nicht Canäle, und Canalsysteme darstellen, sondern locale Bildungen sind; es können einzelne Zellen als Drüsen auftreten, oder rundliche Gruppen, deren Scheidewände wie es scheint zuweilen aufgelöst werden, so dass auch hier wieder auf dem Wege der Zellfusion Behälter für besondere (meist stark riechende, viscide, ölige, gefärbte) Stoffe hergestellt werden. Die Drüsen können überall im Gewebe auftreten, und wenn sie der Epidermis angehören, ihren Saft nach aussen entleeren.

a) Milchsaft- und Schlauchgefässe zeigen, wie schon erwähnt, so zahlreiche und verschiedenartige Uebergänge, dass es wünschenswerth wäre, sie unter einem gemeinschaftlichen Namen, etwa als Saftschläuche zusammenfassen zu können. — Ich lasse hier noch einige Notizen folgen, welche der ausführlichen Arbeit Johannes Hansteins: »die Milchsaftgefässe und verwandten Organe der Rinde« (Berlin 1864) entlehnt sind[1]).

Milchsaftgefässe von sehr vollkommener Entwickelung besitzen die Cichoriaceen, Campanulaceen und Lobeliaceen; sie gehören hier zu den Fibrovasalsträngen, die sie als netzartig anastomosirende Röhren durch die ganze Pflanze hin begleiten, bei den Cichoriaceen der äusseren, bei den beiden anderen Familien der inneren Phloëmschicht eingelagert; ihre Form wird am besten erkannt, wenn man Abschnitte dieser Pflanzen einige Minuten in verdünnter Kalilösung kocht; die Netze lassen sich dann schon in dem durchsichtigen Gewebe

1) Ueber die Stoffe des Milchsafts siehe III. Buch. Die Natur der Stoffe, vor allem der Umstand, ob sie gelöst oder suspendirt sind, eine Emulsion oder Milch bilden, kann selbstverständlich bei der morphologischen Betrachtung der Organe, in denen sie enthalten sind, nicht massgebend sein. Gebilde, welche morphologisch aufs Nächste verwandt sind mit den Milchsaftgefässen, führen limpide Flüssigkeit, die Milchgefässe selbst verlieren unter besonderen Ernährungsverhältnissen ihre Milch und führen hellen Saft (im Finstern gewachsene Sprosse von Ipomaea, Papaver); andererseits führen die Schlauchgefässe zuweilen Milchsaft, häufiger limpide Flüssigkeit mit Krystallen; zu ihnen rechne ich aber auch die von mir beschriebenen Gerbstoffzellen, welche geradlinige Züge bildend, im Phloëm von Phaseolus und anderen Papilionaceen sich finden (Sachs, Keimung der Schminkbohne, in Sitzungsber. der kais. Akad. in Wien 1859).

deutlich erkennen, und es ist leicht, sie in grösseren Stücken ganz frei zu legen, wie Fig. 94 zeigt. — In den Papayaceen (Carica und Vasconcella) verlaufen die Milchsaftgefässe dagegen im Xylem der Fibrovasalstränge; sie, d. h. die Zellen, durch deren Fusion sie sich bilden, werden von dem Cambium mit den anderen Elementen des Xylems schichtenweise wiederholt erzeugt; die getüpfelten und netzförmig verdickten Holzgefässe wechsellagern mit ihnen. Die Ausläufer der Milchsaftgefässe umspinnen sie nach allen Richtungen und legen sich zuweilen fest an ihre Oberfläche an; ausserdem verlaufen aber auch in den Markstrahlen horizontale Aeste dieser Schläuche, welche gegen die primäre Rinde hin in zerstreuten Verästelungen oder rücklaufenden Schlingen endigen, ebenso im Mark, soweit der Stengel hohl ist. So wie bei den zuerst genannten Familien entwickelt sich in den horizontalen Scheidewänden, welche das Markgewebe bei dem Ursprung jedes Blattstiels in der Stengelhöhlung bildet, ein reiches Netz von Milchsaftgefässen, welches in zahllosen Verästelungen und in mehreren Lagen über einander die horizontale Scheidewand quer durchsetzt und die Schläuche der Markstrahlen und des ganzen Holzcylinders in Verbindung bringt. — Bei den Papaveraceen (Chelidonium, Papaver, Sanguinaria) sind die Milchgefässe ebenfalls sehr vollkommen entwickelt; sie sind aber hier nicht so wie bei den erst genannten Familien in bandförmige Gruppen vereinigt, sondern sie laufen meist in grösserer Entfernung, von einander getrennt, zerstreut im Phloëm und dem umgebenden Parenchym; einzelne erscheinen auch im Mark, in's Xylem dringen sie nicht ein; seitliche Auswüchse und Queranastomosen sind im Stamm selten, in den Blättern und besonders in den Carpellen häufig, hier werden im parenchymatischen Grundgewebe engmaschige Netze gebildet (Unger); ähnlich in der Wurzelrinde. Bei dieser Familie, zumal im Wurzelparenchym von Sanguinaria canadensis ist nach Hanstein die Entstehung der Milchsaftgefässe durch Verschmelzung von Zellreihen (Auflösung der Wände zwischen Nachbarzellen) mit Evidenz nachzuweisen; es kommen hier unvollkommene Verschmelzungen vor, in deren Folge die Schläuche rosenkranzförmig erscheinen. Das reich entwickelte System der Milchsaftgefässe der Urticeen, zumal von Ficus und Humulus, verläuft in der Rinde, dicht neben den Bastfaserbündeln, bei Ficus auch im Mark, aber nicht im Holz; sie sind aber weder so häufig und deutlich ge-

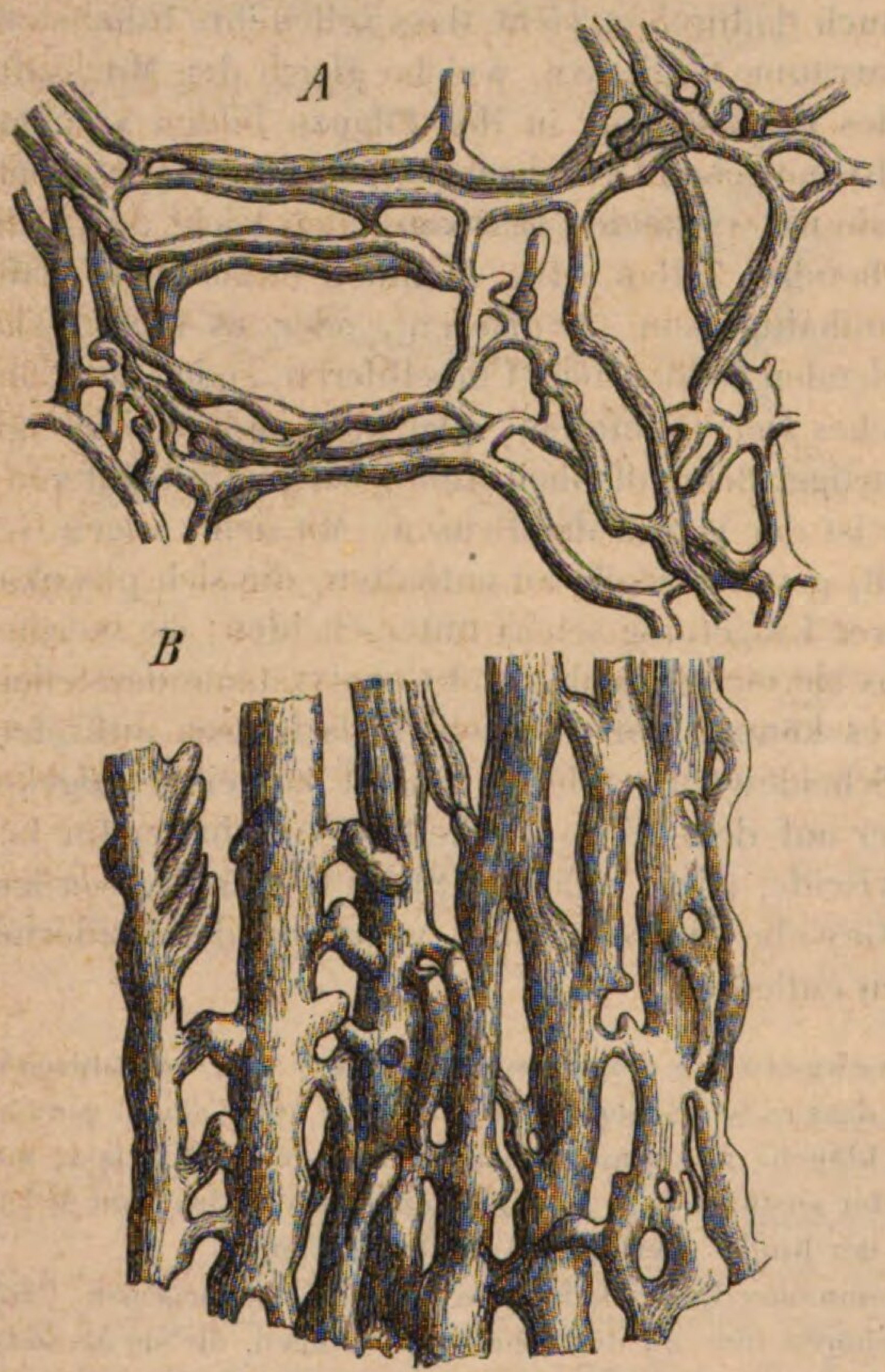


Fig. 94. Milchsaftgefässnetze, *A* aus dem Stengelknoten von Sonchus arvensis durch Maceration freigelegt (160), *B* aus einem Blattnerven von Lactuca virosa (160). Copirt nach J. Hanstein l. c.

gliedert wie bei den Papaveraceen, noch so regelmässig zu einem engmaschigen Netz verbunden wie bei den Cichoriaceen; vielmehr laufen sie innerhalb jedes Stengelgliedes fast einzeln und ununterbrochen als gleichmässige Schläuche fort, indem sie nur selten einmal einen Ast aussenden oder mit einem andern Schlauch in Verbindung treten. Dagegen bilden sie in den Knoten und in den Blättern zahlreiche Verästelungen, zuweilen netzartig vereinigt; sie bilden kleine, feine, stumpf endigende Fortsätze, wie die der Cichoriaceen. In den dickeren Blättern mancher Feigen zerstreuen sie sich weit durch das Parenchym und gelangen selbs tbis dicht unter die Epidermis. — Die Milchsaftgefässe der Euphorbiaceen sind jenen insofern ähnlich, als sie ebenfalls zu den verzweigten gehören, und überall reichlich durch das Parenchym des Grundgewebes vertheilt sind; sie unterscheiden sich aber dadurch, dass sie dickere Wände haben, im Querschnitt den Bastfasern ähnlich sind; in der Nähe der Bastfaserbündel am reichlichsten entwickelt, ersetzen sie diese zuweilen ganz (Euphorbia splendens); von hier aus laufen sie in Rinde und Mark, zumal in den Stengelknoten und den Blattpolstern zahlreiche Verästelungen bildend. — Noch mehr den Bastfasern gleichen die Milchsaftgefässe der Asclepiadeen und Apocyneen; gleich jenen sind sie zum Theil an beiden Enden zugespitzt, zuweilen haben sie ebenso verdickte und charakteristisch gestreifte Wände wie sie; sie finden sich bald wirklich an Stelle der echten Bastfasern, bald sind sie mit diesen in einem Bündel (des Phloëms) vereinigt, oder sie umgeben dieselben; in diesen Fällen ist es also die Gegenwart des Milchsaftes, durch welchen die Verwandtschaft dieser metamorphosirten Bastelemente mit echten Milchsaftgefässen hergestellt wird; je mehr ihr Inhalt milchig wird, desto mehr verdünnt sich die Haut (Hanstein l. c. 21); neben diesen einfachen faserförmigen Schläuchen finden sich jedoch auch verästelte und anastomosirende, besonders in den Stengelknoten, in Mark und Rinde (Nerium Oleander). Bei den Aroideen finden sich in den Fibrovasalsträngen und dem Grundgewebe netzartig verbundene Milchsaftgefässe; manche Gattungen, Caladium, Arum zeigen aber noch das Eigenthümliche, dass innerhalb des Xylems safthaltige Röhren verlaufen, die ihrer Stellung, zum Theil ihrer Structur nach als metamorphosirte Spiralgefässe aufgefasst werden können; aber auch im Grundgewebe verlaufen einfache, weite, jenen ähnliche Schläuche. — Bei der Gattung Acer verwandeln sich die Siebröhren in Milchsaftgefässe, wie aus ihrer Lagerung im Phloëm und ihrer Wandbildung hervorgeht.

Wenn auch nicht der Lage, so doch der Form nach, ähneln die Schlauchgefässe [1]) der Alliumarten den Siebröhren; sie enthalten (deutlich wenigstens in den Zwiebeln von A. Cepa) Milchsaft und gleichen in mancher anderen Hinsicht den einfacheren Milchsaftgefässen der Dicotylen. Sie bestehen aus langen, weiten Zellen, welche mit ihren breiten Enden einander berühren und hier siebartig oder gitterartig gebildete Querwände haben; wo zwei Schläuche sich seitlich berühren, da haben auch die Längswände ähnliche Tüpfelbildungen wie die Siebröhren (Fig. 95); die Durchbrechung der Querwände, d. h. die Bildung offener Poren ist indessen bei den Laucharten zweifelhaft. Diese Schlauchgefässe durchziehen die Zwiebelschalen, an deren Basis sie anastomosiren, ebenso die Laubblätter und Blüthenschäfte in langen, nahezu parallelen Zügen, welche meist durch 1—3 Zelllagen von der Epidermis getrennt sind. Aehnliche Reihen bilden die Schlauchgefässe der Amaryllideen (Narcissus, Leucojum, Galanthus); sie sind aber den Milchsaftgefässen dadurch noch ähnlich, dass die Querwände der Zellreihen theilweise, zuweilen ganz aufgelöst werden; ihr Saft ist aber nicht milchig, er enthält zahlreiche nadelförmige Krystalle von oxalsaurem Kalk (Raphiden). An diese schliessen sich nun zahlreiche andere Bildungen der Monocotylen an, die kaum noch eine Aehnlichkeit mit Milchsaftgefässen haben; bei manchen Liliaceengattungen (Scilla, Ornithogalum, Muscari) bilden die Schlauchgefässe oft unterbrochene kürzere Zellenzüge, in den Zwiebeln selbst vereinzelte grössere Parenchymzellen, jenen durch ihren Gehalt an Raphiden ähnlich. Dass aber die raphidenhaltigen Zellen

1) Die Schlauchgefässe wurden von Hanstein entdeckt.

wirklich Zellfusionen bilden können, welche morphologisch den Milchsaftgefässen durchaus gleich sind, zeigen die Commelynaceen; hier treten in dem jungen Parenchym des Grundgewebes der Internodien und Blätter Zellreihen hervor, die sich frühzeitig durch ihren Gehalt an Raphiden vor der Umgebung auszeichnen, sie theilen sich nicht mehr, während ihre Nachbarn sich noch durch Querwände verkürzen, sie bleiben also länger als diese und ihre Querwände werden bei dem Wachsthum des ganzen Organs, wobei die Zellen sich strecken, nach Hanstein aufgelöst. So entstehen aus den krystallhaltigen Zellreihen des Grundgewebes lange continuirliche Schläuche, erfüllt mit Raphiden von enormer Länge.

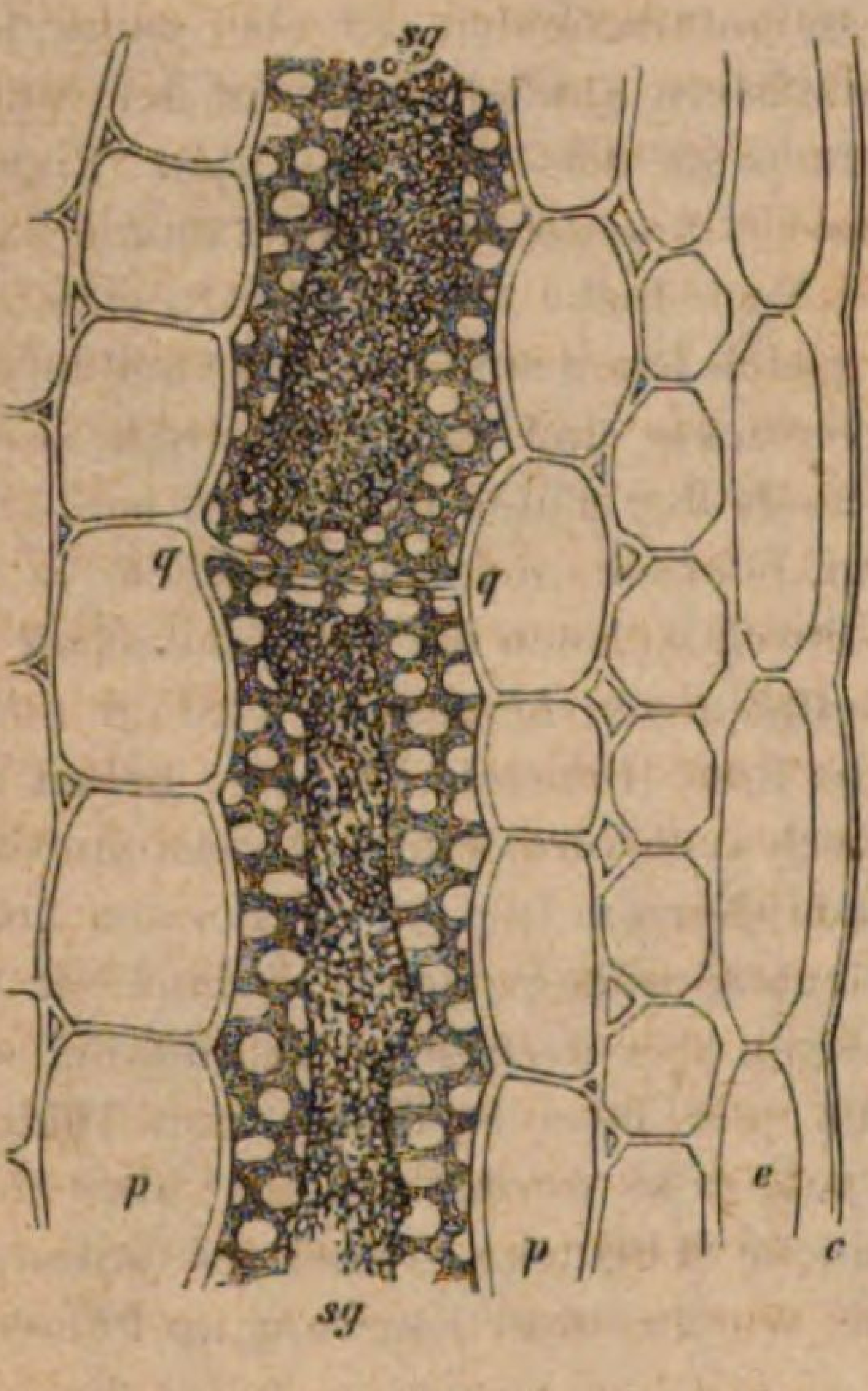


Fig. 95. Längsschnitt durch die Zwiebelschale von Allium Cepa; *e* die Epidermis, *c* Cuticula; *p* Parenchym; *sg* der in Kalilösung geronnene Milchsaft des Schlauchgefässes, dessen Querwand bei *q q*; die Längswand zeigt Tüpfelbildung, sie trennt das hier sichtbare Schlauchgefäss von einem dahinter liegenden.

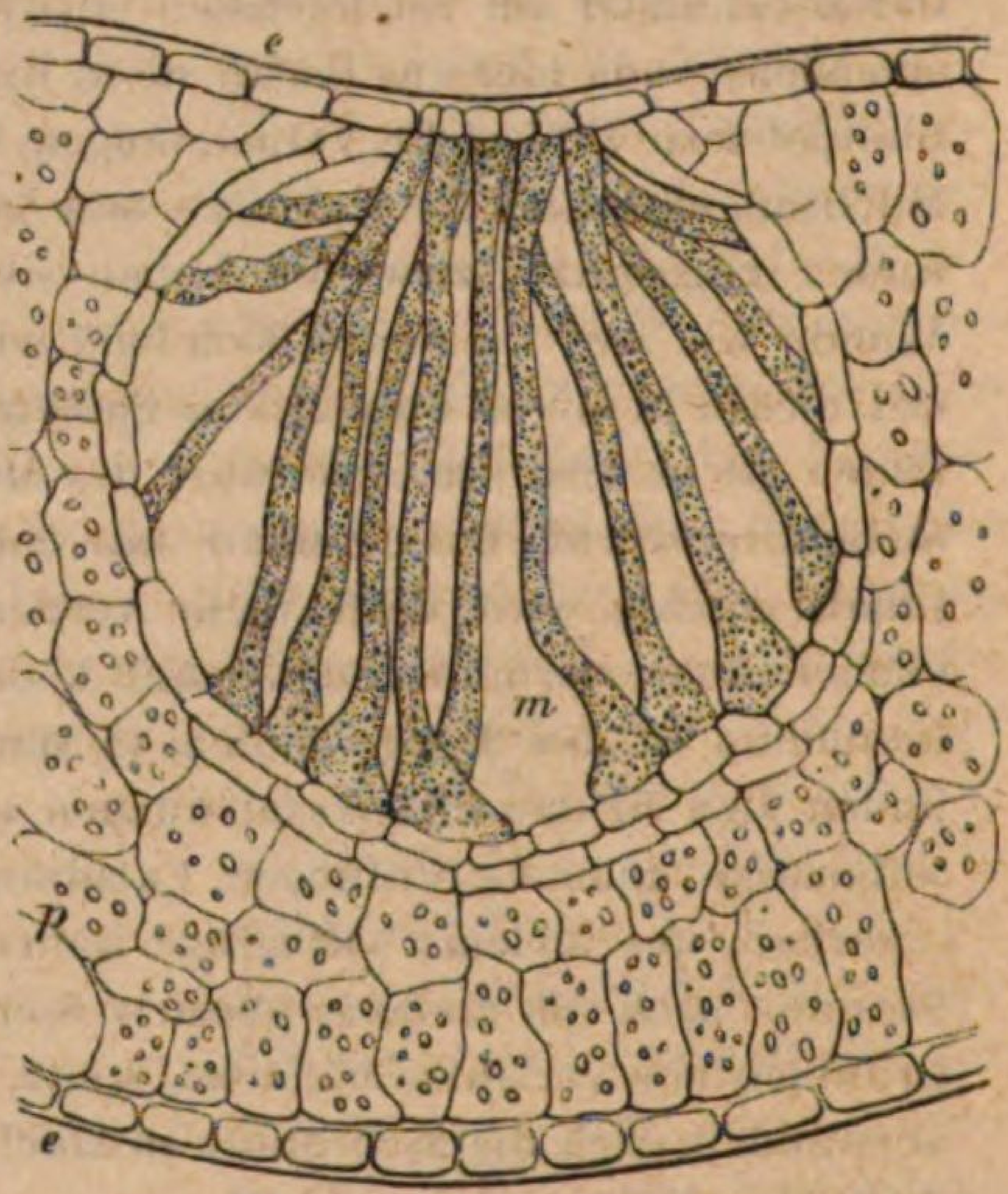


Fig. 96. Querschnitt des Blattes von Psoralea hirta, *e e* Epidermis; *p* chlorophyllhaltiges Parenchym, *m* der Milchsaftbehälter. Copirt nach Hildebrand l. c.

Besondere Erwähnung verdient schliesslich das von Hildebrand[1]) aufgefundene Vorkommen von Gebilden, die man ebenso gut für Milchsaftgefässe, Schlauchgefässe oder Drüsen nehmen kann; unter der Epidermis der Blätter von Psoralea hirta finden sich nämlich Gruppen schlauchartig verlängerter milchsaftführender Zellen innerhalb kugeliger, von besonderen Gewebeschichten umschlossener Hohlräume.

b) Als Drüsen bezeichnet man einzelne Zellen oder Zellencomplexe, welche sich durch ihren Inhalt vor den umgebenden Zellen auszeichnen, zumal dann, wenn sie riechende, schmeckende, farbige, ölige, harzige Stoffe enthalten; meist zeigen auch die Zellwände gewisse Abweichungen von denen benachbarter Zellen. Man könnte sagen, Drüsen in dem Sinne, wie sie gewöhnlich genommen werden, sind Zellen oder Zellcomplexe, in denen sich gewisse Producte des Stoffwechsels, die nicht mehr weiter verbraucht zu werden scheinen, massenhaft anhäufen[2]). Diess kann aber in Zellen und Zellcomplexen stattfinden, welche morphologisch (nur diess interessirt uns hier allein) den verschiedensten Begriffen zu subsumiren sind. Einige Beispiele werden übrigens genügen, diess zu erklären. Als Drüsen

1) Flora 1866, p. 81.
2) Gewöhnlich drückt man es so aus, die Drüsen seien Organe der Secretion.

bezeichnet man z. B. sehr viele Haare, deren Zellen die oben genannten Eigenthümlichkeiten zeigen, unter anderen können auch die Brennhaare dahin gerechnet werden; in anderen Fällen sind es echte Epidermiszellen, aus denen irgend ein klebriger (Lychnis viscaria) oder ein zuckerhaltiger Stoff ausschwitzt; letzteres ist häufig an den verschiedensten Theilen der Blüthe; zuweilen sind es einzelne Zellen mitten im Grundgewebe, die einen sogenannten Secretionsstoff in reichlicher Menge enthalten (Kampherdrüsen im Blatt von Camphora officinarum), oder eine Gruppe derartiger Zellen (Myoporum tuberculatum, s. Unger, Anat. u. Phys. der Pfl. p. 213). Morphologisch wirkt die Ansammlung jener Stoffe mehr zerstörend als aufbauend, insofern derartige Zellen häufig für weitere Entwickelung unfähig gemacht, ihres Protoplasmas beraubt werden und eine Degradation der Zellwand erkennen lassen. Einige sehr auffallende Beispiele dafür bieten die Drüsenhaare von Cannabis und Humulus, sowie die von Dictamnus; diese Haare sind sämmtlich vielzellige Gewebekörper; bei den beiden ersten wird eine ölige, riechende Substanz in den Zellen des Haarköpfchens gebildet und es sieht zuletzt so aus, als ob dieselbe nur noch von der dünnen Cuticula, die sich von der Zellgruppe abhebt, umschlossen wäre [1]). Die Drüsenhaare von Dictamnus albus, besonders die des Fruchtknotens, sind dicke, eiförmige oder keulige Gewebekörper; in den inneren Zellen tritt nach Hofmeister (Handbuch I, p. 269) schon frühzeitig eine grosse Zahl kleiner Oeltropfen auf; indem diese sich vergrössern, werden die Wände der inneren Zellgruppe nach Hofmeister aufgelöst, die Oeltropfen fliessen zusammen; die Verflüssigung der Zellwände schreitet nach der Peripherie hin vor; bald nach dem Abfallen der Corolle sind nur die zwei bis vier Zellschichten zunächst unter der Aussenfläche des Haarendes noch intact; sie umschliessen einen relativ grossen Hohlraum, welcher einen umfangreichen Oeltropfen und etwas schleimig wässerige Flüssigkeit enthält.

c) Die Harzgänge[2]), oder um es allgemeiner auszudrücken, die saftführenden Intercellulargänge, sind dagegen Gewebebildungen von bestimmtem morphologischem Charakter, in demselben Sinne wie die Gefässe des Holzes, oder wie die Siebröhren, oder wie die Spaltöffnungen der Epidermis, nur gehören sie nicht wie diese einem bestimmten Gewebesystem an, da sie sowohl im Xylem und Phloëm der Fibrovasalstränge als auch im primären Parenchym des Grundgewebes, besonders der Rinde vorkommen; sie gleichen in dieser Beziehung den Milchsaftgefässen. — Es wurde schon bei Fig. 65 erläutert, dass die »Harzgänge« Intercellularräume sind, entstanden durch das Auseinanderweichen von gewöhnlich vier Zellen; einen besonderen morphologischen Charakter gewinnen dieselben gewöhnlich noch dadurch, dass diese Zellen längere Zeit theilungsfähig bleiben und einem gemeinsamen Wachsthum folgend Gruppen darstellen, deren Anordnung von der der Umgebung wesentlich abweichen kann; auch die Ausbildung der Zellwände wird eine wesentlich abweichende, wie zumal bei den Harzgängen im Holz der Coniferen hervortritt; hier sind die den Gang umschliessen-

1) Mehr konnte ich bei gelegentlicher Untersuchung der Haare von Cannabis nicht erkennen; die Zellen des Köpfchens scheinen sehr deformirt, die Cuticula umgiebt sie als weite Blase, erfüllt mit dem Stoff, der das berauschende Haschisch liefert (vergl. Unger, Grundlinien. Wien 1866. p. 82); Personne (Ann. des sc. nat. S. IV. T. I. p. 299) beschreibt ausführlicher die Bildung der Lupulindrüsen (napfartige Haare), indessen scheint hier eine wiederholte entwickelungsgeschichtliche Untersuchung vom Standpuncte der jetzigen Zellenlehre wünschenswerth.

2) Auch hier wechselt bei gleichem morphologischen Charakter die chemische Natur der Inhaltstoffe; bei Helianthus und ähnlichen Compositen ist es ein intensiv riechendes, gelbes oder rothes Oel; bei den Umbelliferen öfter ein emulsionsartiges Gemenge wässeriger und öliger oder harziger Substanzen (beim Eintrocknen Gummiharz liefernd); bei den Coniferen ist es ein sogen. Balsam, eine Auflösung von Harz in ätherischem Oel, wie man gewöhnlich annimmt. Nicht selten enthalten die den Harz- oder Oelgang umhüllenden Zellen in der Jugend wenigstens Gerbstoff, so bei Pinus (Rinde) und bei Helianthus annuus (Stengel und Cotyledonen der Keimpflanze). Vergl. J. Sachs in Bot. Zeitg. 1859. Taf. VIII. Fig. 7, wo ich auch die Oelgänge von Helianthus bereits als Intercellulargänge beschrieben habe.

den Zellen der Anlage nach den getüpfelten Tracheiden gleich; ihre Wände bleiben aber dünn, unverholzt, ihr Lumen erweitert sich, durch ihr Wachsthum wird ihre ursprüngliche Lagerung verwischt. Der Inhalt der den Gang umschliessenden Zellen gleicht mehr oder weniger dem Inhalt des Ganges selbst, da ihn jene in diesen austreten lassen.

Die Harzgänge verlaufen vorzugsweise geradlinig, oder besser gesagt, dem Lauf der Fibrovasalstränge folgend; sie scheinen nur selten zu anastomosiren. Den einfacheren

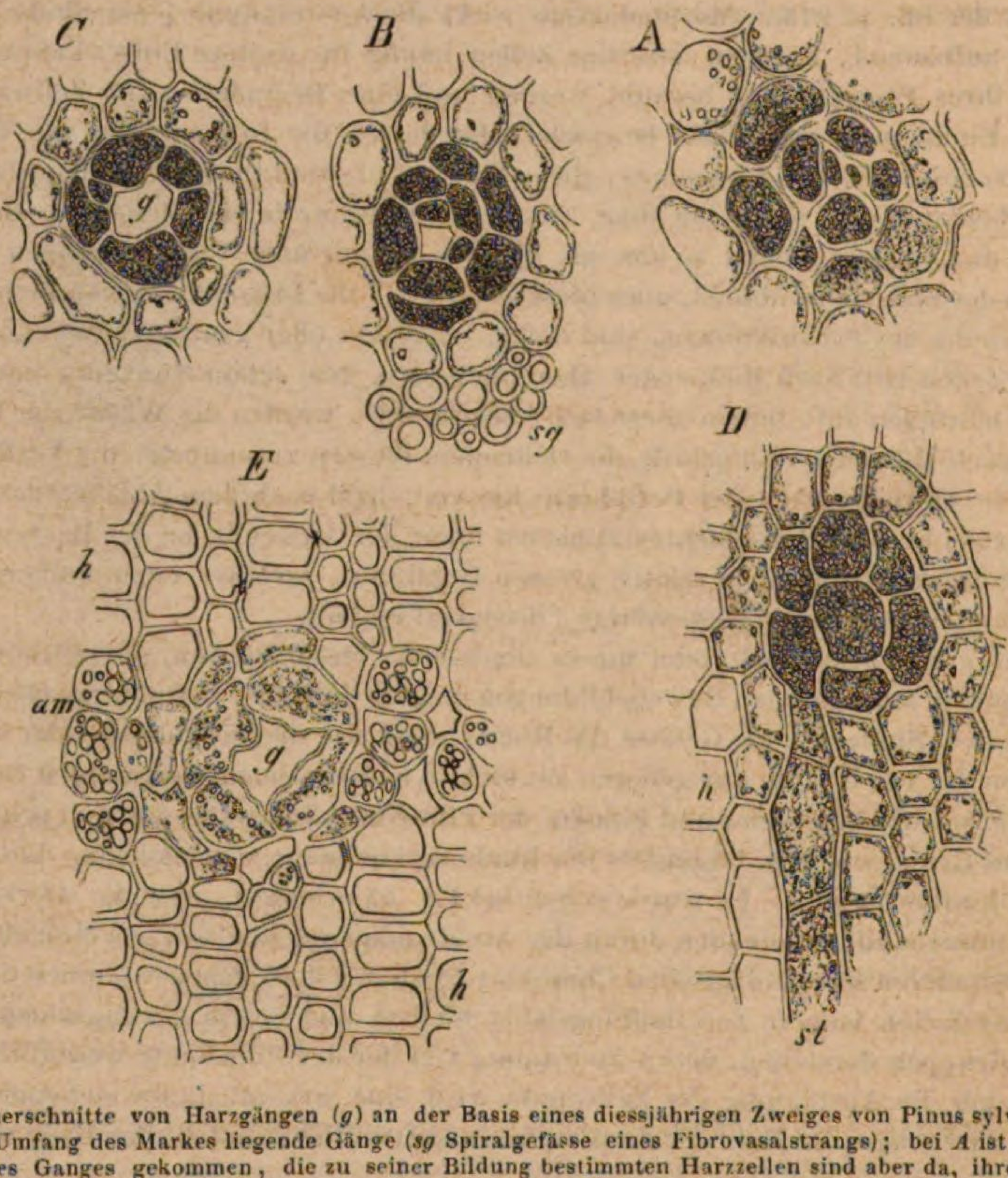


Fig. 97. Querschnitte von Harzgängen (*g*) an der Basis eines diessjährigen Zweiges von Pinus sylvestris (550). *A*, *B*, *C* im Umfang des Markes liegende Gänge (*sg* Spiralgefässe eines Fibrovasalstrangs); bei *A* ist es nicht zur Bildung eines Ganges gekommen, die zu seiner Bildung bestimmten Harzzellen sind aber da, ihre Wände erweicht. — *D* Holzzellen (*h*) eine Gruppe von Harzzellen umfassend, die keinen Gang bilden (*st* ein Markstrahl); *E* Holztheil einen Harzgang (*g*) enthaltend; neben diesem stärkeführende Holzzellen (*am*), welche eine tangential von einem Gang zum andern hinziehende Zone im Holz bilden.

Milchsaftgefässen gleichen sie insofern, als auch sie continuirliche Systeme durch den ganzen Pflanzenkörper verlaufend bilden können. Wenn sie in dem, aus dem Urmeristem hervorgehenden Parenchym der Rinde und des Markes auftreten, so stehen sie im Querschnitt des Stammes meist in ziemlich gleichen Abständen vertheilt, einen Kreis bildend; werden sie im Phloëm oder Xylem erzeugt, so können sie als Elemente dieser Systeme periodisch wiederkehrend, gewissermassen schichtenweise sich bilden, d. h. in concentrischen Kreisen auftreten, so z. B. im Holz von Pinus und im Phloëm von Caponia spicata.

Das Vorkommen dieser Gänge ist auf einzelne Formenkreise beschränkt; sehr ausgebildet treten sie auf bei den Coniferen und Cycadeen, den Therebinthaceen, Umbelliferen, Araliaceen und Compositen.

Ueber die Bildungsweise der Gänge sind nur noch einige Bemerkungen nachzutragen. Wenn die Gänge in einem Gewebe liegen, welches ein lebhaftes Wachsthum im Querschnitt

zulässt, so gewinnt der Gang nicht selten eine enorme Ausdehnung im Querschnitt; so in den Gängen der primären Rinde und im Blatt von Pinus [1]), Cycas u. a. Ist das Wachsthum des ganzen Gewebes, wie meist in der Rinde vorwiegend tangential, so nimmt der Querschnitt des Ganges eine ellipsoidische, tangential gestreckte Form an. Wenn dagegen Mark und Holzkörper kein erhebliches Wachsthum im Querschnitt erfahren, so können sich auch die Gänge nicht weiter ausdehnen, ja es kommt unter diesen Umständen vor, dass die zur Bildung eines Ganges bestimmten Zellen gar nicht auseinanderweichen und also keinen Gang bilden können; sie sind aber trotzdem an ihrer Lagerung und ihrem Inhalt leicht kenntlich; in sehr anschaulicher Weise tritt dieses Verhalten an diessjährigen Trieben von Pinus sylvestris, zumal an der Basis derselben im Juli hervor, wie Fig. 97 zeigt.

Drittes Kapitel.

Die äussere Gliederung der Pflanzen.

§ 17. **Unterscheidung von Gliedern und Organen; Metamorphose.** Die sehr verschieden geformten und verschiedenen physiologischen Zwecken dienenden Theile der Pflanzen, die man gewöhnlich als ihre Organe bezeichnet, können wissenschaftlich von zwei verschiedenen Standpuncten aus betrachtet werden; man kann sich einmal die Frage vorlegen, in wiefern diese Theile durch ihre Form und Structur geeignet sind, ihre physiologischen Arbeiten zu verrichten? — In diesem Falle betrachtet man sie einseitig als Werkzeuge oder Organe, und diese Betrachtungsweise selbst ist ein Theil der Physiologie. Oder aber, man abstrahirt einstweilen vollständig von diesen Beziehungen, man denkt einstweilen nicht daran, ob und welche Functionen die Pflanzentheile zu erfüllen haben und frägt nur, wo und wie sie entstehen, in welchen räumlichen und zeitlichen Beziehungen die Entstehung und das Wachsthum eines Gliedes zu denen eines anderen steht. Diese Betrachtungsweise ist die morphologische. Es leuchtet ein, dass sie ebenso einseitig ist, wie die physiologische; allein die Forschung und der Vortrag haben derartige Abstractionen hier wie überall in der Wissenschaft nöthig und sie sind nicht nur nicht schädlich, sondern sogar das wichtigste Hilfsmittel der Forschung, wenn man sich des Verfahrens, der gemachten Abstractionen, nur immer klar bewusst ist.

In diesem Kapitel werden wir uns nun ausschliesslich und einseitig mit der morphologischen Betrachtung der Pflanzentheile beschäftigen.

Bevor wir aber auf das Einzelne näher eingehen, wird es nützlich sein, das Verhältniss der physiologischen und morphologischen Betrachtung zu einander noch etwas genauer ins Auge zu fassen.

Die morphologische Forschung hat zu dem Ergebniss geführt, dass die unendlich mannigfaltigen Pflanzentheile, die in ihren fertigen Zuständen ganz verschiedenen Functionen angepasst sind, sich dennoch auf einige wenige Grund-

1) Vergl. Fig. 59 *h*.

formen zurückführen lassen, wenn man ihre Entwickelung, ihre gegenseitige Stellung, die relative Zeit ihrer Entstehung, ihre jüngsten Zustände allein in Betracht zieht; es zeigt sich z. B., dass die dicken Schalen einer Zwiebel, die häutigen Anhängsel vieler Knollen, die Theile des Kelchs und der Blumenkrone, die Staubfäden und Carpelle, viele Ranken und Stacheln u. s. w. in diesen Beziehungen sich ganz ähnlich verhalten, wie die grünen Organe, die man schlechthin als Blätter (Laubblätter) bezeichnet; man nennt daher alle diese Gebilde ebenfalls Blätter und diese Bezeichnung rechtfertigt sich nicht selten dadurch, dass manche dieser Organe unter besonderen Umständen wirklich in grüne Blätter sich umwandeln [1]. Indem man nun die auch in der populären Sprache Blätter genannten grünen Organe (die Laubblätter) als die Urform der Blätter, als die eigentlichen Blätter gelten lässt, so erscheinen die übrigen ebenfalls als blattähnlich erkannten Gebilde nun als veränderte, umgestaltete, metamorphosirte Blätter. — Ganz ebenso verhält es sich mit den Theilen, an denen die Blätter sitzen, aus denen sie als seitliche Anhängsel hervorwachsen; sie erscheinen bald als cylindrische oder prismatische, dünne, stark verlängerte Stengel, bald als dicke, rundliche Knollen, oft sind sie verholzt und fest (Stämme), in anderen Fällen weich und schmiegsam, andere feste Körper umwindend (Hopfen) oder an diese sich fest anlegend (Epheu); auch sie können als spitze Dornen oder als Ranken (Rebe) auftreten; diess Alles hängt mit der Lebensweise der Pflanze und den Functionen der genannten Gebilde zusammen; fasst man aber nur das eine Merkmal ins Auge, dass sie sämmtlich Blätter tragen, die unter ihrer fortwachsenden Spitze entstanden sind, so hat man darin eine ebenso wichtige als vollständige Uebereinstimmung, wobei man freilich einstweilen von den physiologischen Functionen und der entsprechenden Structur ganz abstrahirt; ist aber diese Abstraction einmal gemacht, so kann man jene Uebereinstimmung dadurch bezeichnen, dass man alle die mit Blättern besetzten Theile mit einem gemeinsamen Namen belegt; man bezeichnet sie als Stammtheile oder Axen schlechthin (über den allgemeineren Begriff der Wachsthumsaxen vergl. § 24). In demselben Sinne also, wie z. B. die Ranke einer Erbse ein Blatt ist, so ist auch die Knolle einer Kartoffel ein Stamm oder ein Axengebilde; so wie man eine Erbsenranke als ein metamorphosirtes Blatt bezeichnet, so kann man die Kartoffelknolle einen metamorphosirten Stamm oder Stengel nennen.

Wie mit den Blättern und Axen, so ist es auch mit den Haaren; der auszeichnende Charakter der uns schon bekannten Wurzelhaare, der Wollhaare, der Stachel- und Drüsenhaare u. s. w. ist der, dass sie sämmtlich als Auswüchse einzelner Epidermiszellen entstehen.

Geht man nun einen Schritt weiter, so kann man alle als Auswüchse aus einzelnen Epidermiszellen entstehenden Anhängsel anderer Theile, ihre Form und Function mag sein, welche sie will, als Haare (Trichome) bezeichnen; so sind z. B. die sogen. Spreublätter der Farne und die Sporangien derselben Trichome, oder wenn man die gewöhnlichen fadenförmigen Haare als Grundform betrachtet, so sind es metamorphosirte Haare. Man braucht auch nicht dabei stehen zu blei-

1) Derartige Vorkommnisse waren es, die Goethe zuerst auf die Metamorphose der Blätter aufmerksam machten; gegenwärtig beruht die Metamorphosenlehre auf wissenschaftlich besseren Grundlagen.

ben, dass die Haare aus einer echten Epidermis hervorwachsen; man kann es für genügend erachten, dass sie überhaupt aus einzelnen oberflächlichen Zellen entstehen und damit wird die Zahl der äusseren, als Haare zu bezeichnenden Anhängsel noch vermehrt (vergl. den folgenden §).

Wie bei den Stämmen, Blättern, Haaren kann man auch von metamorphosirten Wurzeln reden; gewöhnlich sind sie fadenförmig, dünn und lang; zuweilen aber auch dick knollig, gewöhnlich wachsen sie unterirdisch, oft aber auch in der Luft, selbst aufwärts; indessen behalten die Wurzeln unter allen Umständen eine so auffallende Aehnlichkeit mit ihren typischen Formen, dass hier selbst das Adjectiv: metamorphosirt, nur selten angewendet wird.

Diese Untersuchungsweise auf die Gefässkryptogamen und Phanerogamen angewendet, hat nun gezeigt, dass man sämmtliche Organe dieser Pflanzen auf eine dieser morphologischen Kategorien zurückführen kann; jedes Organ ist entweder Stamm (Axe) oder Blatt, oder Wurzel oder Haar. Bei den Moosen kommt keine Wurzel im morphologischen Sinne mehr vor, obgleich sie Organe besitzen, die deren Function vollkommen erfüllen; dagegen haben die meisten Moose noch Blätter, die an Stämmen (Axen) hervorwachsen. Bei den Algen, Pilzen, Flechten hat der Pflanzenkörper gewöhnlich noch Anhängsel, die als Haare bezeichnet werden können, aber Wurzeln fehlen hier immer und der Begriff des Blatts, wie er bei den höheren Pflanzen abstrahirt wurde, will nicht mehr recht passen, selbst in solchen Fällen, wo die äussere Form der fertigen Theile den Laubblättern höherer Pflanzen gleicht (Laminaria digitata u. a.). Man ist nun übereingekommen, solche Pflanzengebilde, an denen die morphologische Unterscheidung von Stamm und Blatt bei dem jetzigen Stand unserer Einsicht nicht mehr durchführbar ist (dort fehlen auch immer echte Wurzeln), mit der morphologischen Bezeichnung Thallus oder Thallom zu belegen; im Gegensatz zu den Thalluspflanzen (Thallophyten) kann man dann alle Pflanzen, an denen sich Blätter morphologisch unterscheiden lassen, als Phyllophyten bezeichnen; man hat es jedoch vorgezogen, ihnen den Namen Cormophyten zu geben. Nach dem Gesagten unterscheidet sich also das Thallom nur dadurch von einem Cormophyt, dass seine etwa vorhandenen seitlichen Auswüchse nicht hinreichende morphologische Verschiedenheiten von dem sie tragenden Theil darbieten, um sie als Blätter in demselben Sinne, wie bei den höher differenzirten Pflanzen bezeichnen zu können; da aber selbst bei höheren Pflanzen die morphologischen Unterschiede von Stamm und Blatt noch nicht genügend festgestellt sind, so kann eine scharfe Grenze von Thallophyten und Cormophyten nicht gezogen werden, auch ist es ziemlich gewiss, dass eine solche nicht existirt.

Obgleich man nun an den Thallophyten nicht von Stamm und Blatt in dem Sinne der höheren Pflanzen redet, so haben sie doch häufig nichts desto weniger eine sehr mannigfaltige äussere Gliederung, die man einfach als Verzweigung bezeichnen kann; und insofern man häufig an Thallomen einen Hauptkörper (Hauptaxe) und seitliche Zweige findet, die sich zu einander ähnlich wie die Stämme und Blätter der höheren Pflanzen verhalten, so kann man wenigstens die Hauptaxen im Gegensatz zu den seitlichen Gliedern auch als Stämme bezeichnen; in vielen Fällen ist diese Bezeichnung um so gerechtfertigter, als auch die Wachsthumsvorgänge vieler Thallusstämme denen beblätterter Stammtheile durchaus ähnlich sind; manche Thallome könnte man geradezu als blattlose Stämme betrachten,

so wie zuweilen auch bei Cormophyten einzelne Stämme blattlos fortwachsen (Pteris aquilina, Psilotum). Bei vielen Thallophyten (zumal vielen Pilzen) hört freilich auch diese letzte Aehnlichkeit mit der Gliederung der höheren Pflanzen auf. — Die seitlichen Glieder stammähnlicher Thallome können unter sich gleichartig sein, oder sie dienen verschiedenen Functionen, wie die Blätter, und zeigen dann oft sehr verschiedene Formen, die man als Metamorphosen bezeichnen kann (so z. B. die Schwimmblasen der Sargassumarten, die fertilen Sprosse mancher Fucusarten und die Haftorgane vieler Algen).

Nehmen wir nun die Begriffe Thallom, Stamm (Caulom), Blatt (Phyllom), Haar (Trichom)[1] in dem oben angedeuteten in § 18 genauer definirten Sinne, so kann man nicht mehr sagen, das Blatt sei das Organ für diese oder jene Function, denn Blätter können alle möglichen Functionen übernehmen; dasselbe gilt für die anderen Theile. Es ist daher jedenfalls unzweckmässig, Thallome, Stämme, Blätter und Haare schlechthin als Organe zu bezeichnen, manche derselben haben factisch gar keine Function. Um diese der Morphologie fremde, sie verwirrende Ausdrucksweise zu vermeiden, ist es offenbar das Beste, hier überhaupt nicht von Organen, sondern von Gliedern zu reden. Glieder sind die Theile einer Form; man spricht von Gliedern einer mathematischen Formel, von den Gliedern einer Statue, weil es hier ausschliesslich auf die Form ankommt. Ebenso sind für die morphologische Betrachtung Stämme, Blätter, Haare, Wurzeln, Thallomzweige einfach Glieder der Pflanzenform; aber ein bestimmtes Blatt, ein bestimmter Stammtheil u. s. w. kann ein Organ für diese oder jene Function sein, was zu betrachten Sache der Physiologie ist.

Die morphologische Natur eines Gliedes wird vorzugsweise an seinen ersten Entwickelungszuständen und an seiner relativen Stellung in der Reihe der Wachsthumsvorgänge erkannt; die morphologischen Begriffsbestimmungen beruhen also wesentlich auf der Entwickelungsgeschichte und sie haben überhaupt nur insofern einen wissenschaftlichen Werth, als sie zur Feststellung der Wachsthumsgesetze beitragen, worin die Hauptaufgabe der Morphologie zu suchen ist.

Je älter ein Glied wird, desto mehr tritt seine Anpassung an eine bestimmte Function hervor, desto mehr wird oft sein morphologischer Charakter verwischt; in ihren frühesten Zuständen sind die morphologisch gleichnamigen Glieder (z. B. alle Blätter einer Pflanze) einander sehr ähnlich, später treten alle diejenigen Unterschiede hervor, die ihren verschiedenen Functionen entsprechen. Mit Rücksicht auf diese Verhältnisse gewinnen wir nun auch eine wissenschaftlich brauchbare Definition der Metamorphose; nämlich die: die Metamorphose ist die verschiedene Ausbildung morphologisch gleichnamiger Glieder zum Zweck der Anpassung an bestimmte Functionen.

Die Begriffe Stamm, Blatt, Wurzel, Trichom, so wie sie jetzt in der Botanik gebraucht werden, sind aus der Betrachtung der hoch entwickelten Pflanzen hervorgegangen, wo die verschiedenen Glieder wirklich namhafte Verschiedenheiten in rein formaler Hinsicht darbieten; versucht man es aber, sie in gleicher Weise bei den weniger differenzirten Pflanzen, den Lebermoosen, Algen, Flechten, Pilzen anzuwenden, so finden sich mancherlei Schwierigkeiten, die zumal daher rühren, dass die Glieder der Thallome zuweilen auffallende einzelne Aehnlichkeiten mit Blättern, Haaren, Stämmen (selbst Wurzeln) darbieten, während

1) Vergl. Nägeli und Schwendener: »Das Mikroskop«. II. p. 594.

wieder andere Merkmale desselben fehlen; es finden mit einem Wort Uebergänge von den morphologisch wenig differenzirten Gliedern der Thalluspflanzen zu den hoch differenzirten der Cormophyten statt: bei den Gliedern, die wir als Stamm, Blatt, Wurzel, Haare bezeichnen, sind offenbar nur die Differenzen gesteigert, die bei den mehr gleichartigen Auszweigungen der Thallome, zumal der höheren Algen, in geringerem Grade ebenfalls schon auftreten; absolute Unterschiede von Thallomen und beblätterten Axen finden sich nicht; es ist daher Sache der Convenienz (oder des Tactes, wie man es gern nennt), wo man die Grenze hinverlegen will.

Es wäre ein Irrthum, zu glauben, das Wesen und die Hauptaufgabe der morphologischen Forschung liege in der Entscheidung darüber, ob diese oder jene Organe Blätter oder Wurzeln u. s. w. sind; es ist das oft von grossem Interesse; allein die Hauptaufgabe der Morphologie liegt in der Aufsuchung der Wachsthumsgesetze überhaupt, von denen die äussere Gliederung der Pflanzengestalt abhängt, und die Bestimmung der Glieder als Blätter, Stämme u. s. w. ist nur ein Nebenproduct dieser Forschung und zugleich wird durch sie eine Erleichterung für die gegenseitige Verständigung erzielt.

§ 18. Wachsthum des Stammes, der Blätter, Wurzeln, Haare (und Thallome). Wie schon im vorigen § erwähnt wurde, ist die Begrenzung der allgemeinen Begriffe, unter welche man die verschiedenen Glieder der Pflanzen subsumirt, eine wenigstens zum Theil conventionelle. Da es uns nicht darauf ankommen kann, Grenzen zu ziehen, wo in der Natur keine sind, so genügt es, unsere Betrachtungen über das Wachsthum der Glieder an solche Fälle zu knüpfen, wo dem jetzigen Sprachgebrauche nach Blätter, Stämme, Wurzeln, Haare, Thalluszweige vorhanden sind. Zunächst sollen hier einige der allgemeineren Wachsthumsverhältnisse hervorgehoben werden; im Anhang zu diesem § folgt die ausführliche Beschreibung einiger Beispiele.

Indem der Stamm oder das Blätter tragende Axengebilde einer Pflanze an seinem Ende fortwachsend sich verlängert, treten unter (hinter) seinem Scheitel

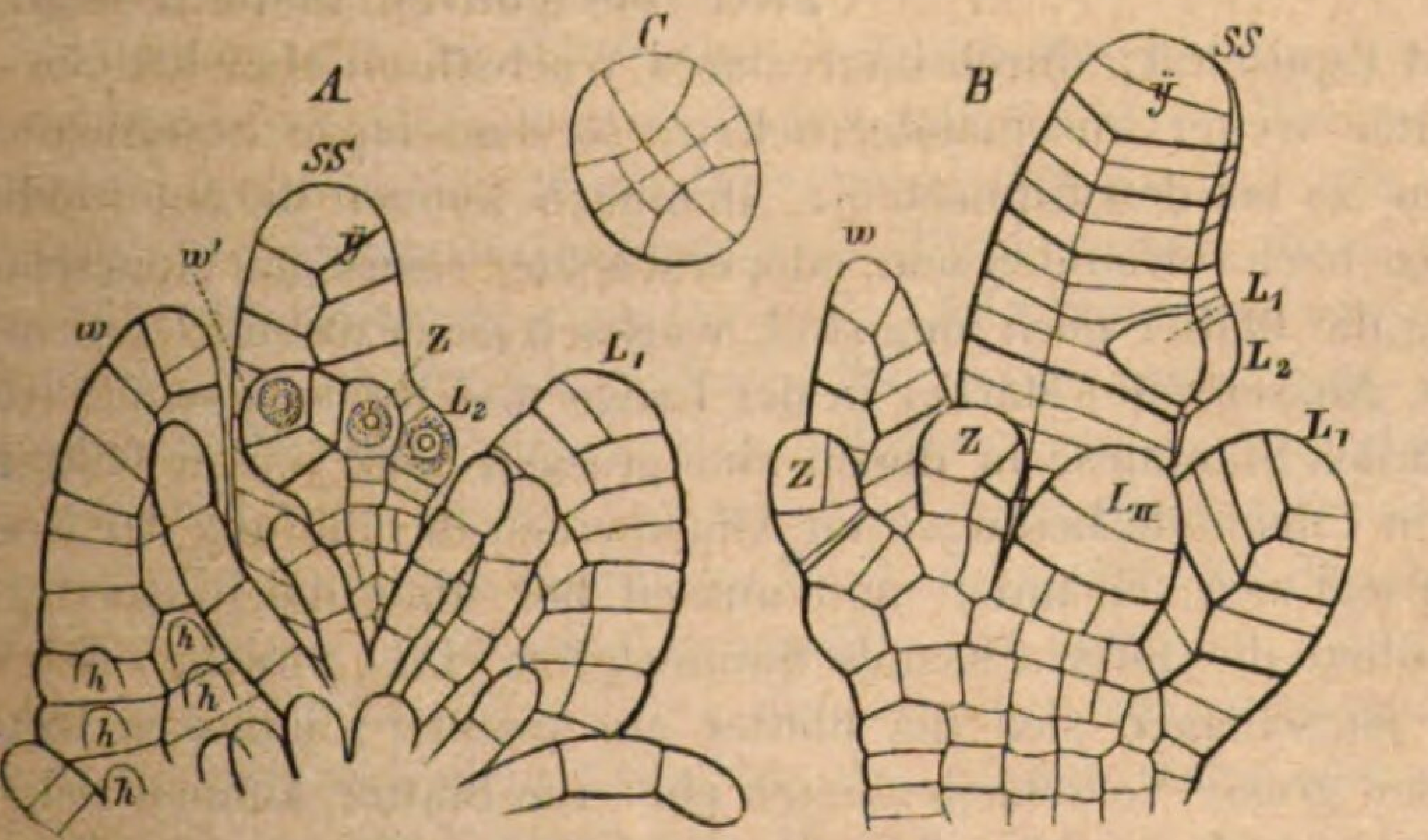


Fig. 98. Ende der blätterbildenden Axe von Salvinia natans nach Pringsheim; *A* Ansicht von der Bauchseite (Unterseite des horizontalen Stammes); *B* Ansicht desselben von der linken Seite; *SS* Scheitelzelle des Stammes, *y* deren letzte Theilungswand; L_1 L_2 Luftblätter, *w* Wasserblatt, *Z Z* Zipfel des Wasserblattes; *h h* Haare; *C* der Querschnitt des Stammendes über den jüngsten Blättern.

die Blätter als oberflächliche (nicht von Stammgewebe bedeckte) und seitliche Auswüchse hervor. Sie bilden sich immer in acropetaler Folge, d. h. das dem Stammscheitel nächste Blatt ist immer das jüngste, jedes weiter zurückliegende ist älter. Entstehen aber mehrere Blätter in gleicher Entfernung von dem Scheitel, so kön-

nen diese unter sich verschieden alt sein (Salvinia, Chara). Findet in den älter werdenden Stammtheilen, was nicht immer vorkommt (Chara, manche Moose), eine Differenzirung des Gewebes statt, so erfolgt diese oder doch die Differenzirung von Hautgewebe und Grundgewebe erst nach der Anlage der jüngsten Blätter; das Procambium der stammeigenen Fibrovasalstränge kann sich aber schon vor der Anlage der jüngsten Blätter aussondern, wie bei den Lycopodiaceen. Im Allgemeinen ist aber der Stammquerschnitt, aus welchem das jüngste Blatt soeben hervortritt, noch aus indifferentem Urmeristem zusammengesetzt, ja zuweilen, wie bei den Moosen, tritt die Blattbildung im eigentlichsten Sinne unmittelbar unter dem Stammscheitel ein, insofern hier jede von der Scheitelzelle erzeugte Zelle zu einem Blatt auswächst. — Die Differenzirung der Gewebe erfolgt gewöhnlich so, dass die einzelnen Gewebesysteme vom Stamm aus in das Blatt und umgekehrt ohne Unterbrechung verfolgt werden können; eine anatomisch bestimmbare Grenze beider ist daher gewöhnlich nicht vorhanden. — Die Blätter können am fortwachsenden Stammende (dem sogen. Vegetationskegel) gleich anfangs so entfernt von einander auftreten, dass zwischen ihnen vorher gebildete Theile der Stammoberfläche liegen; in diesem Falle sind also schon ursprünglich Interfoliartheile des Stammes oder Internodien vorhanden, wie bei Salvinia und Chara; oder die Blätter treten so dicht über einander auf, dass kein unterscheidbarer Stammtheil zwischen zwei consecutiven Blättern liegt, wie bei den Moosen und Equiseten; durch intercalares Wachsthum aber können auch hier die Blätter später weiter auseinanderrücken, so dass lange Stammstücke zwischen ihnen liegen (so bei den Equiseten). Demnach können die Internodien schon der ersten Anlage nach vorhanden sein, oder erst später sozusagen eingeschoben werden. — So lange die Blätter noch jung sind, wachsen sie gewöhnlich auf ihrer Rückseite (Unterseite, Aussenseite) stärker in der Länge und Breite, gewöhnlich bleiben die Internodien des Stammes, an denen eine grössere Zahl junger Blätter sitzt, kurz; diese beiden Umstände bedingen im Allgemeinen die Bildung der Knospen; jedes ältere Blatt legt sich von unten und aussen her über die jüngeren, und alle zusammen hüllen die fortwachsende Stammspitze ein. Strecken sich dann die Internodien, so schlagen sich die Blätter auseinander; indessen treten in diesen Verhältnissen grosse Verschiedenheiten ein; die Blätter können sich ihrer Altersfolge entsprechend auseinanderschlagen, ohne dass Internodien sich bilden (Isoëtes); oder die Internodien strecken sich, ohne dass die Blätter sich von ihnen abbiegen (Equisetum). Es wird auch nicht immer eine Knospe im obigen Sinn gebildet; nämlich dann, wenn die Blätter sich sehr langsam entwickeln und die Internodien unterdessen sich strecken, so dass jederzeit nur ein sehr junges Blatt neben dem Vegetationspunct des Stammes anzutreffen ist, wie bei Pteris aquilina. — Die blättertragenden Axen haben gleich vielen Thallomen gewöhnlich ein morphologisch unbegrenztes Wachsthum, d. h. wenn sie auch aufhören, sich zu ver-

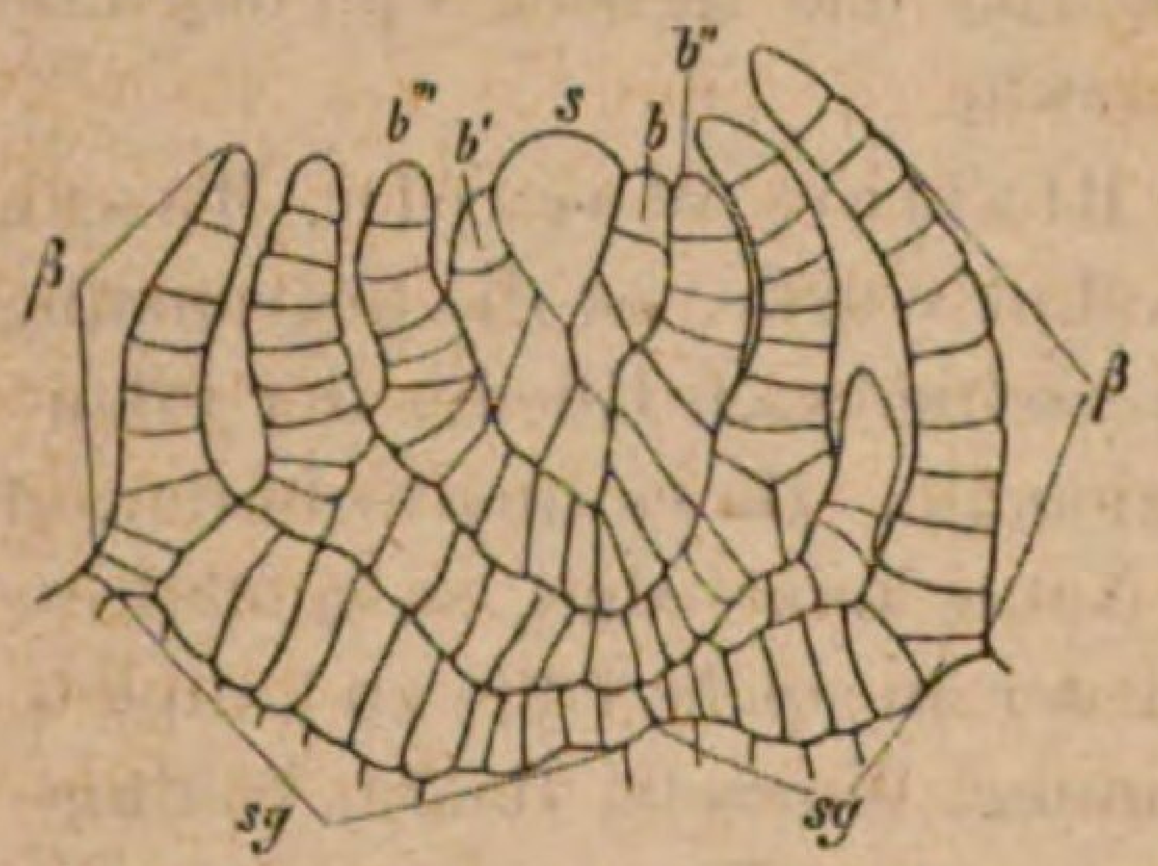


Fig. 99. Längsschnitt durch die Stammknospe eines Laubmooses (Climatium dendroides) nach Hofmeister; 200 mal vergr.; *s* die Scheitelzelle des Stammes; *b b'* die jüngsten Blattanlagen; *b'' b'''* ältere Blattanlagen; *β β* zwei noch ältere Blätter, *sg sg* die zugehörigen Stammtheile, die sich aus denselben Segmenten mit ihnen gebildet haben (vergl. Fig. 109).

längern, so wird doch gewöhnlich nicht irgend ein besonderes Schlussgebilde erzeugt; bei den Blättern ist dagegen der bei weitem häufigere Fall das begrenzte Längenwachsthum, d. h. wenn sie aufhören an der Spitze fortzuwachsen, so wird diese selbst in irgend einer besonderen Form, meist als scharfe Spitze ausgebildet; dieser Unterschied tritt sehr schön bei den Charen und Moosen hervor; wenn das Längenwachsthum an der Spitze des Blattes aufhört, so kann es noch lange an seiner Basis fortwachsen; doch ist diess keineswegs allgemein; die Blätter der Farne wachsen basifugal an der Spitze fort und bilden sich in basifugaler Richtung aus, bei manchen Farnblättern (Lygodium, Nephrolepis u. a.) ist das Spitzenwachsthum geradezu unbegrenzt; dagegen ist ein lang andauerndes intercalares Wachsthum an der Basis der Internodien nicht selten, wie bei den Equiseten und Gräsern. In diesen Verhältnissen sind also keine durchgreifenden Unterschiede der Blätter und der sie tragenden Axengebilde zu erkennen.

Die Blätter entstehen immer in einer bestimmten Reihenfolge am Stamme, die sich zuweilen durch einen ganz einfachen Ausdruck bezeichnen lässt, in anderen Fällen aber sehr complicirte Verhältnisse zeigt, wie wir in § 22 sehen werden. Wo der Stamm eine deutliche Scheitelzelle besitzt und diese in bestimmter Reihenfolge Segmente bildet, da ist gewöhnlich eine gesetzliche Beziehung in der Reihenfolge der Segmente und der Blätter vorhanden. Derartige Verhältnisse finden sich aber auch bei den Auszweigungen der Thallome (s. unten Stypocaulon).

Die Wachsthumsrichtungen des einzelnen Blattes haben gewöhnlich eine vielseitige Beziehung zu den Wachsthumsrichtungen des Stammes. Legt man eine Ebene durch den Mittelpunct der Blattinsertion radial durch den Stamm, so enthält diese Ebene auch die Wachsthumsaxe des Blattes; das Blatt wird durch diese Ebene symmetrisch getheilt [1]), in eine rechts und links vom Stamme liegende Hälfte (zuweilen wird diese Symmetrie, die der Anlage nach wohl immer vorhanden ist, später gestört). Das Blatt hat (wenigstens der Anlage nach) eine Unter- und Oberseite; jene ist die Fortsetzung der Aussenseite des nächst unteren Internodiums und zeigt anfangs immer ein stärkeres Wachsthum in die Länge und Breite, so dass die Oberseite während des Wachsthums concav (zuweilen eingerollt) ist. Diese und andere Verhältnisse zeigen, dass das einzelne Blatt in Bezug auf den Stamm o r i e n t i r t ist. Alle Wachsthumsrichtungen des Stammes beziehen sich auf eine Linie (Axe), die in ihm selbst liegt, alle Wachsthumsrichtungen des Blattes beziehen sich auf diese Axe des Stammes ebenfalls, also auf eine ausserhalb des Blattes liegende Axe; auch die Vertheilung der Blätter am Stamme bezieht sich immer auf die Wachsthumsaxe des Stammes. Aehnliche Verhältnisse können auch an anderen Gliedern auftreten, so besonders bei den Auszweigungen mancher Thallome; die seitlichen Stammzweige, die selbst Blätter tragen, können sich dem Verhalten der Blätter mehr oder weniger annähern. Diese und andere Verhältnisse zeigen, dass es eine scharf gezogene Grenze zwischen Blättern und seitlichen Stammzweigen einerseits, zwischen blättertragenden Axen und verzweigten Thallophyten (besonders Algen) anderseits nicht giebt. Hat man sich aber einmal entschlossen, gewisse seitliche Auswüchse irgend einer Pflanze als Blätter zu bezeichnen, so ist es dann gewöhnlich leicht,

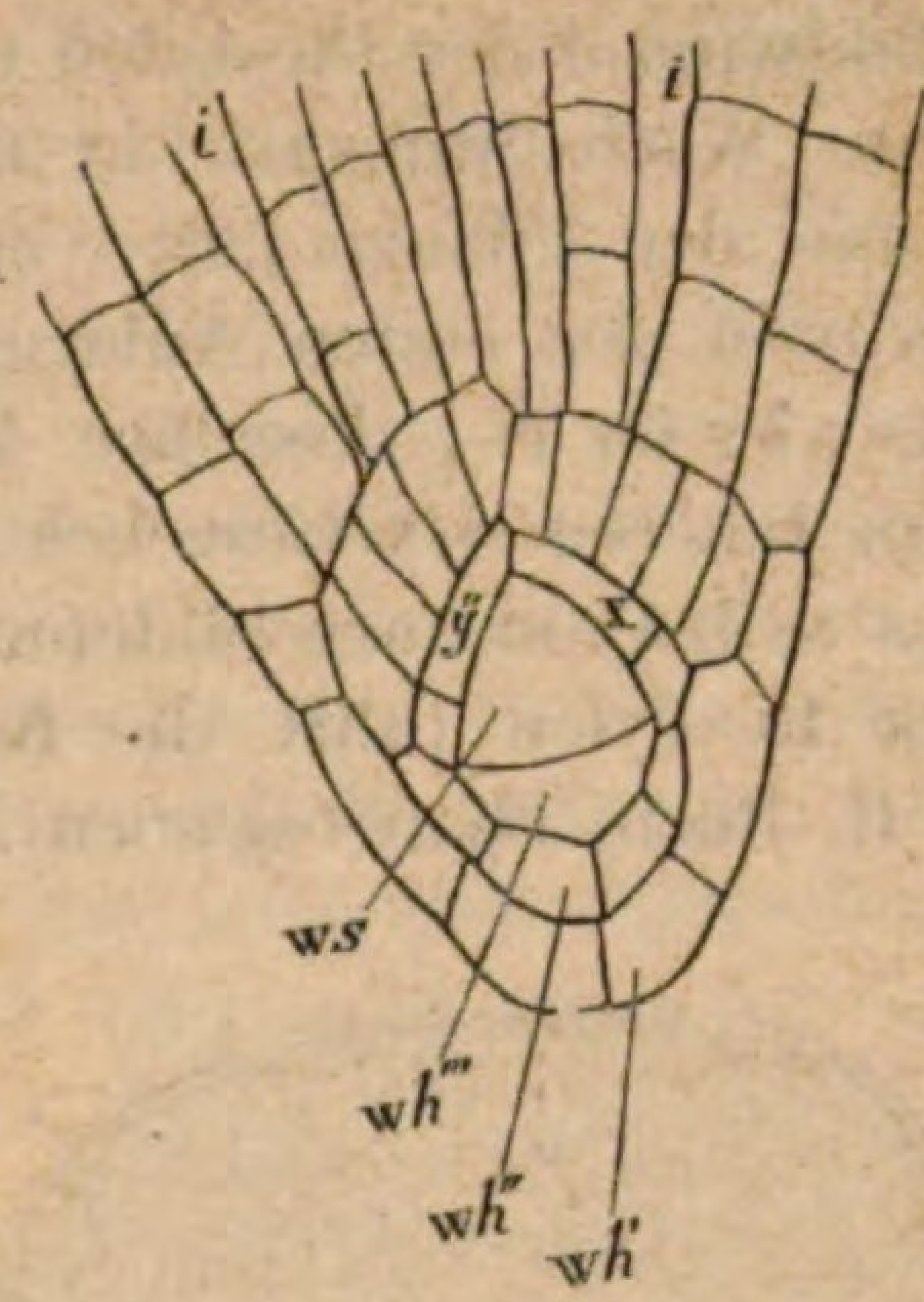
1) Und diese Ebene ist die einzige, durch die ein Blatt symmetrisch getheilt wird.

zu bestimmen, ob auch andere und welche andere seitliche Auswüchse derselben oder einer verwandten Pflanze mit unter diesen Begriff fallen.

Die Haare sind bei den höheren Kryptogamen und Phanerogamen Auswüchse von Epidermiszellen, die sich an Wurzeln, Stammtheilen und Blättern bilden; die jüngsten Haare treten, wie es scheint, immer später auf als die jüngsten Blätter, d. h. die jüngsten Haare eines blättertragenden Sprosses stehen weiter rückwärts, als die jüngsten Blätter. Die Haare können bei den genannten Pflanzengruppen aus einzelnen Zellen, Zellreihen, Zellflächen oder Gewebekörpern bestehen; die Zellen eines Haares können unter sich sehr verschieden sein; eine Differenzirung von Epidermis und Fibrovasalsträngen aber findet in ihnen nicht statt, d. h. man würde ein Anhängsel, welches eine derartige Differenzirung zeigte, eben nicht zu den Haaren rechnen. Mit Blättern und Axengebilden stimmen die Haare darin überein, dass sie an ihrem Scheitel wenigstens eine Zeit lang fortwachsen, sie unterscheiden sich von ihnen dadurch, dass sie immer ein begrenztes Wachsthum haben; sie können gleich den Blättern in acropetaler Folge sich bilden, so immer an den Wurzeln, häufig an Stamm und Blatt; wenn aber Haare aus der Epidermis solcher Stamm- und Blatttheile hervortreten, die sich durch intercalares Wachsthum verlängern und verbreitern, so hört die Reihenfolge auf, eine acropetale zu sein; Haare, die in acropetaler Reihenfolge entstehen, wie an den Stämmen und Blättern der Farne, können auch ein bestimmtes Stellungsgesetz haben, z. B. schraubig nach bestimmter Divergenz angeordnet sein. Das einzelne Haar ist gewöhnlich nicht einfach symmetrisch, wie die Blätter, meist kann es durch mehrere Ebenen symmetrisch getheilt werden und seine Wachsthumsrichtungen stehen nicht in der innigen Beziehung zu denen des Mutterorganes, wie die der Blätter zu denen des Stammes. Alle diese Charaktere gelten zusammen nur von den Haaren der Pflanzen mit hoch differenzirten seitlichen Auswüchsen; schon bei den Laubmoosen treten Haarbildungen auf, die unmittelbar in echte Thallusgebilde sich umwandeln; die Wurzelhaare des Laubmoosstammes sind ihrem Ursprunge nach und in mancher anderen Beziehung Haare, aber sie wachsen gewöhnlich unbegrenzt am Scheitel fort; der fortwachsende Scheitel und seitliche Auszweigungen dieser Wurzelhaare können aber unter günstigen Umständen den Charakter des Protonema's annehmen, für sich abgelöst selbständig vegetiren und sogar aus einzelnen Zellen belaubte Stammknospen erzeugen, ganz so, wie das aus der Laubmoosspore entstandene Protonema. — Bei solchen Thallophyten, deren Auszweigungen schon an das Verhältniss von Stamm und Blatt erinnern, wie bei Stypocaulon (s. unten), verhalten sich auch die Haare meist wie bei den Cormophyten. Besteht der Hauptkörper einer Thalluspflanze bloss aus einer Zellfläche oder einer Zellreihe, wie es bei vielen Algen und manchen Pilzen vorkommt, so können seitliche Auswüchse auftreten, die in ihrem Habitus den Haaren der höheren Pflanzen gleichen, aber in diesem Falle fehlt ihnen das wichtigste Merkmal, der Ursprung aus einer oberflächlichen Zellschicht im Gegensatz zu inneren Zellschichten, da in solchen Fällen ein derartiger Gegensatz nicht möglich ist. Selbst an Pflanzen, die nur aus einer einzigen Zelle bestehen, kommen haarähnliche Auswüchse vor; in diesen Fällen kann es geradezu willkürlich erscheinen, ob man gewisse seitliche Auswüchse als Thalluszweige, als Blätter oder Haare bezeichnen will (so z. B. bei Bryopsis). Auch für die Haare gilt, was für die Blätter schon angedeutet wurde, es ist keine scharfe

Grenze zwischen Thalluszweigen, Blättern und Haaren zu ziehen, wenn man das ganze Pflanzenreich betrachtet; damit ist natürlich nicht gesagt, dass man nicht selbst an den niedersten Pflanzen gewisse Auswüchse conventionell als Haare bezeichnen dürfte, wie es allgemein geschieht.

Wurzeln. Man ist, abweichend von dem populären Sprachgebrauch, übereingekommen, als Wurzeln nur solche Gebilde zu bezeichnen, die zwar gleich dem Stamm am Scheitel fortwachsen, bei denen aber einerseits rückwärts vom Scheitel keine Blätter entstehen und deren Scheitelregion von einer sogen. Wurzelhaube bedeckt ist. Die echten Wurzeln (d. h. die in der Morphologie so bezeichneten Glieder) sind immer Gewebekörper, ihre ersten Anlagen entstehen immer im Inneren von Gewebekörpern, die entweder selbst Wurzeln, oder Stammtheile oder Blätter sein können; sie kommen ausschliesslich bei Pflanzen vor, deren Gewebe Fibrovasalstränge bildet, auch enthalten alle Wurzeln selbst Fibrovasalstränge; ihre Epidermis ist meist dünnwandig und ihre Zellen wachsen in dünnwandige, schlauchförmige, nicht gegliederte Haare aus. — Das entscheidende Merkmal für die Wurzelnatur eines Gliedes ist die Wurzelhaube; während am Scheitel beständig neue Gewebemassen erzeugt werden, die den Wurzelkörper selbst verlängern, werden auch, wenn auch langsamer, Gewebeschichten in der entgegengesetzten Richtung erzeugt, aus denen sich die Wurzelhaube zusammensetzt (Genaueres darüber vergl. unten). — Die allermeisten Wurzeln entstehen als seitliche Gebilde entweder im Stamm oder in anderen Wurzeln oder in Blättern (Farne); häufig in acropetaler Folge, dicht hinter dem fortwachsenden Stammende (höhere Kryptogamen) oder hinter dem fortwachsenden Scheitel einer Mutterwurzel; doch können sie sich auch ausser der Ordnung an beliebigen Stellen bilden. Die Bildungsstelle jeder Wurzel liegt im Inneren des Gewebes und zwar



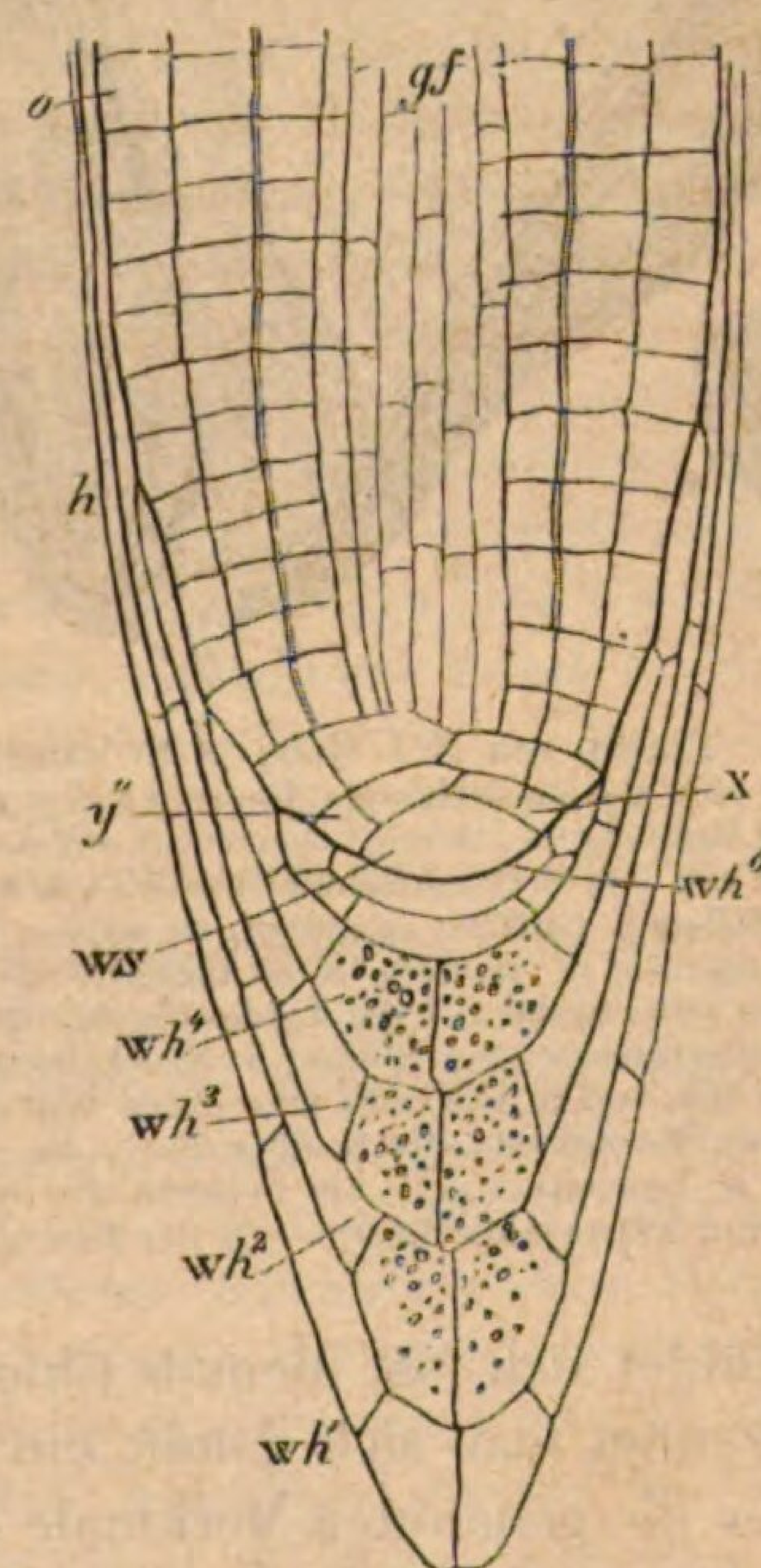


Fig. 100 und 101. Wurzeln von Marsilia salvatrix (von jungen Keimpflanzen) im optischen Längsschnitt gesehen; Fig. 100 ist die ganze Wurzel einer sehr jungen Pflanze, 101 das Endstück einer älteren Wurzel; *ws* Scheitelzelle der Wurzel; *x*, *y* die letzten (jüngsten) Segmente derselben; durch die Zellvermehrung in den Segmenten wird der Gewebekörper der Wurzel gebildet; *o* dessen junge Epidermis, *gf* Anlage des Fibrovasalstranges; *i i* bei Fig. 100 Intercellularräume. — *wh'*, *wh''*, *wh'''* die drei nach einander gebildeten Kappen der Wurzelhaube in Fig. 100; bei Fig. 101 ist jede Kappe in zwei Schichten zerfallen, diese mit wh^1 — wh^6 bezeichnet.

immer neben einem Fibrovasalstrang des erzeugenden Gliedes. Die sogen. Haupt- oder Pfahlwurzel der Dicotylen und vieler Monocotylen ist dadurch ausgezeichnet, dass ihre Wachsthumsaxe in die rückwärtsgehende Verlängerung der ersten Stammaxe der Pflanze fällt; es ist aber sehr wahrscheinlich, dass auch die Hauptwurzel der ersten Anlage nach seitlich an der Stammaxe des Embryos liegt; gewiss ist es, dass ihre Anlage, wie in allen anderen Fällen endogen ist, d. h. im Inneren des Gewebes stattfindet; bei den Hauptwurzeln der Gräser ist diess selbst am ausgebildeten Keim deutlich, bei denen anderer Monocotylen und der Dicotylen führt die Betrachtung der Keimbildung zu diesem Schluss (vergl. II. Buch, Phanerogamen).

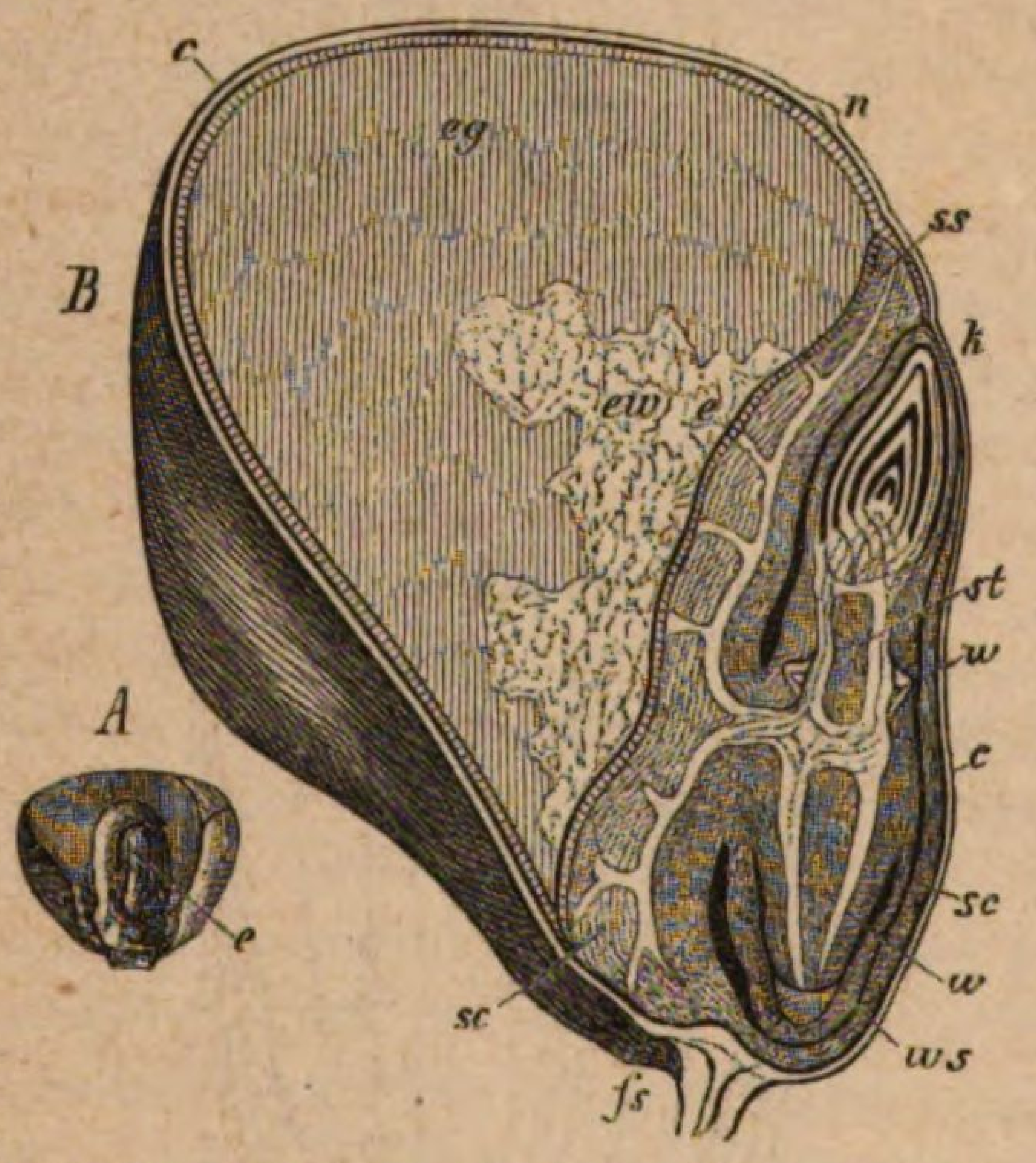


Fig. 102. Frucht von Zea Mais, *A* in natürlicher Grösse, *e* der durchscheinende Embryo; *B* vergrössert im Längsschnitt (Schnitt senkrecht auf der Papierebene von *A*); *c* Fruchtschale (Carpell), *n* Ansatz des abgefallenen Griffels, *eg* gelber, *en* weisser Theil des Endosperms; *sc* das den Keim umhüllende Scutellum; *ss* seine Spitze; *e* die Epidermis des Scutellums; *k* Blattknospe des Keims, *st* Stammtheil desselben, in ihm rechts und links eine junge Wurzelanlage *w*; *ws* die Scheide der Hauptwurzel, die ebenfalls mit *w* bezeichnet ist; die helleren Partien im Embryo sind Fibrovasalstränge — *fs* der Fruchtstiel.

Die Wurzeln wachsen immer in basifugaler Richtung, d. h. jeder der Spitze nähere Querschnitt besteht aus jüngerem Gewebe als jeder weiter rückwärts liegende Querschnitt; eine intercalare Zellbildung an der Basis wie bei Internodien und vielen Blättern, scheint bei Wurzeln nicht vorzukommen. Das Spitzenwachsthum ist unbegrenzt, insofern das Wurzelende niemals ein besonderes Schlussgebilde erzeugt, wenn es auch (aus physiologischen Gründen) sich zu verlängern aufhört.

Die innere Differenzirung der Gewebe in der Wurzel zeigt die von Nägeli entdeckte Eigenthümlichkeit, dass die Ausbildung der Gefässe in centripetaler Richtung erfolgt, d. h. die ersten Gefässe entstehen an der Peripherie des jungen Fibrovasalstranges, die jüngeren bilden sich immer weiter nach innen; erst wenn eine Wurzel ein späteres lebhaftes Dickenwachsthum gewinnt, beginnt auch bei ihr die Gefässbildung in centrifugaler Richtung wie im Stamme. Im Wurzelgewebe bildet sich fast niemals Chlorophyll, gewöhnlich sind sie bleich und farblos.

Begnügt man sich damit, ein Glied der Pflanze nur dann Wurzel zu nennen, wenn es die genannten Merkmale besitzt, so ist es zwar immer leicht, eine Wurzel als solche zu erkennen, aber man darf bei allgemeineren Betrachtungen nicht vergessen, dass diese Abgrenzung eine ganz willkürliche ist; auch hier ist in der Natur keine scharfe Grenze zu finden; die Wurzeln von Neottia nidus avis können an ihrer Spitze sich direct in blattbildende Axen verwandeln; die Wurzelhaube wird nicht weiter regenerirt, hinter dem Scheitel entstehen Blätter; unterirdische Sprosse von Psilotum triquetrum gleichen in ihrem Habitus, zumal auch in ihrer Gewebebildung den echten Wurzeln, eine Wurzelhaube fehlt ihnen zwar, aber die Blattbildung an ihrem fortwachsenden Ende ist sozusagen nur angedeutet; es ist diess um so wichtiger, als diese Pflanze überhaupt keine anderen (echten)

Wurzeln besitzt. Auch unter den Farnen giebt es Arten (Hymenophyllaceen), die keine echten Wurzeln besitzen, bei denen aber blättertragende Axen am Ende fortwachsend, aufhören ihre Blätter auszubilden, dafür Wurzelhaare erzeugen und die physiologischen (habituellen) Eigenschaften der Wurzeln annehmen (Mettenius). Auch die sogen. Wurzelträger der Selaginellen sind Mittelbildungen zwischen blattlosen Zweigen des Stammes und echten Wurzeln, die sich später an ihrem Ende bilden (vergl. II. Buch die betreffenden Pflanzenklassen, besonders Lycopodiaceen). Lässt man diese Uebergänge als solche gelten, so gelangt man endlich auch wieder zu den Algen, deren Thallus oft Haftorgane bildet, die wenigstens in ihrem physiologischen Verhalten den Wurzeln sich anreihen. Indessen mag diese Andeutung hier genügen, da eine wissenschaftliche Durchführung dieses Gedankens zahlreiche Einzelnheiten und weitläufige Auseinandersetzungen erfordern würde.

a) Scheitelwachsthum der Glieder. Die Wachsthumsverhältnisse, auf denen die äussere Gliederung beruht, treten um so klarer und bestimmter hervor, je mehr es gelingt, den Entwickelungsprocess in allen seinen Einzelnheiten zu durchschauen; in dieser Beziehung ist die Reihenfolge der Zelltheilungen (wo sie vorkommen) und die späteren Verschiebungen der schon gebildeten Zellen sehr wichtig; die Zelltheilungsfolgen in ihrer Beziehung zum Gesammtwachsthum lassen sich aber um so besser übersehen, je geringer die Zahl und je bedeutender die relative Grösse der Zellen ist, welche das fortwachsende Ende eines Thallus, blattbildenden Sprosses oder einer Wurzel zusammensetzen. — Algen, Moose und Gefässkryptogamen sind hierin der Untersuchung im Allgemeinen günstiger, zur Gewinnung klarer Vorstellungen geeigneter als die Phanerogamen; bei jenen endigt der Stamm, das Blatt, die Wurzel, das Thallom meist in einer einzigen Zelle, der Scheitelzelle, die beständig durch successive Zweitheilungen Segmentzellen bildet, sich aber nach jeder Theilung derart regenerirt, dass scheinbar immer dieselbe Scheitelzelle vorhanden ist; aus ihren Segmentzellen geht gewöhnlich durch wiederholte Theilungen (und Wachsthum der Zellen) ein reichzelliges Gewebe hervor; dieses besteht anfangs aus einem in sich gleichartigen Urmeristem, das sich später in verschiedener Weise differenzirt. — Die Art, wie die Theilungen in der Scheitelzelle erfolgen, wie die Segmente sich weiter theilen, welche Zellen der Segmente zur Bildung von Blättern, Haaren, Wurzeln Anlass geben u. s. w., ist für jede Pflanze, oft für ganze Abtheilungen des Systems constant und daher ihre Erforschung eine der wichtigsten Aufgaben der Morphologie.

Das fortwachsende, aus Urmeristem bestehende Ende des Stammes kann sehr verschiedene Formen haben, je nach der relativen Geschwindigkeit und Richtung des Wachsthums der aus den Segmenten hervorgehenden inneren und äusseren Zellen; überwiegt das Wachsthum in Richtung der Axe, so erhebt sich das Stammende als schlanker, spitzer Kegel über die jüngsten Blattanlagen; eilt das aus der Gipfelzelle hervorgegangene Gewebe im Wachsthum voraus, so kann das Ende des Stammes einen sehr stumpfen Kegel, selbst eine ebene Fläche darstellen, in deren Mitte der Gipfel liegt; ja der Rand dieser Fläche kann sich erheben, wie ein Wall den Gipfel überragen, so dass dieser auf dem Grunde einer trichterförmigen Vertiefung zu suchen ist (Stammende von Pteris aquilina, Isoëtes, Thallomzweige von Fucus, Blüthenaxe bei Bildung unterständiger Fruchtknoten[1]); wenn der Stamm sich flächenförmig ausbreitet, wie bei den thallösen Lebermoosen, so kann der Scheitel in einer Einkerbung des fortwachsenden Endes liegen, welche von den rascher wachsenden Seitentheilen rechts und links überragt wird (Fig. 130).

Nicht immer ist eine Scheitelzelle am Ende eines fortwachsenden Gliedes vorhanden;

1) Auch bei Wurzelenden können ähnliche Verhältnisse vorkommen, so an den dicken Wurzeln von Zea Mais, Fig. 111 *S*.

es können deren mehrere gleichwerthige vorhanden sein (bei Riccia eine Reihe nach Kny); bei den aus Hyphen zusammengesetzten Thallomen der Flechten und vieler Pilze bilden die Enden oft zahlreicher, gemeinsam fortwachsender Zellenfäden den Gipfel der Thalluszweige; zuweilen ist anfangs, so lange das Glied vorzugsweise in die Länge wächst, eine Scheitelzelle da, während später, wenn das Wachsthum desselben dahin strebt eine flächenförmige Scheibe zu bilden, sämmtliche oder viele Zellen des Randes als Scheitelzellen fungiren, so z. B. an den Blättern von Marsilia (Fig. 138); am Stamm der Phanerogamen kommt es vor, dass zeitweilig eine Scheitelzelle den Gipfel fortbildet, während (bei langsamem Wuchs) keine bestimmte Scheitelzelle zu erkennen ist (Fraxinus nach Müller). Jedenfalls aber sind die Vorgänge um so klarer und durchsichtiger, je deutlicher eine Scheitelzelle sich kenntlich macht, und ich werde daher für die folgenden Beispiele vorzugsweise solche Fälle wählen.

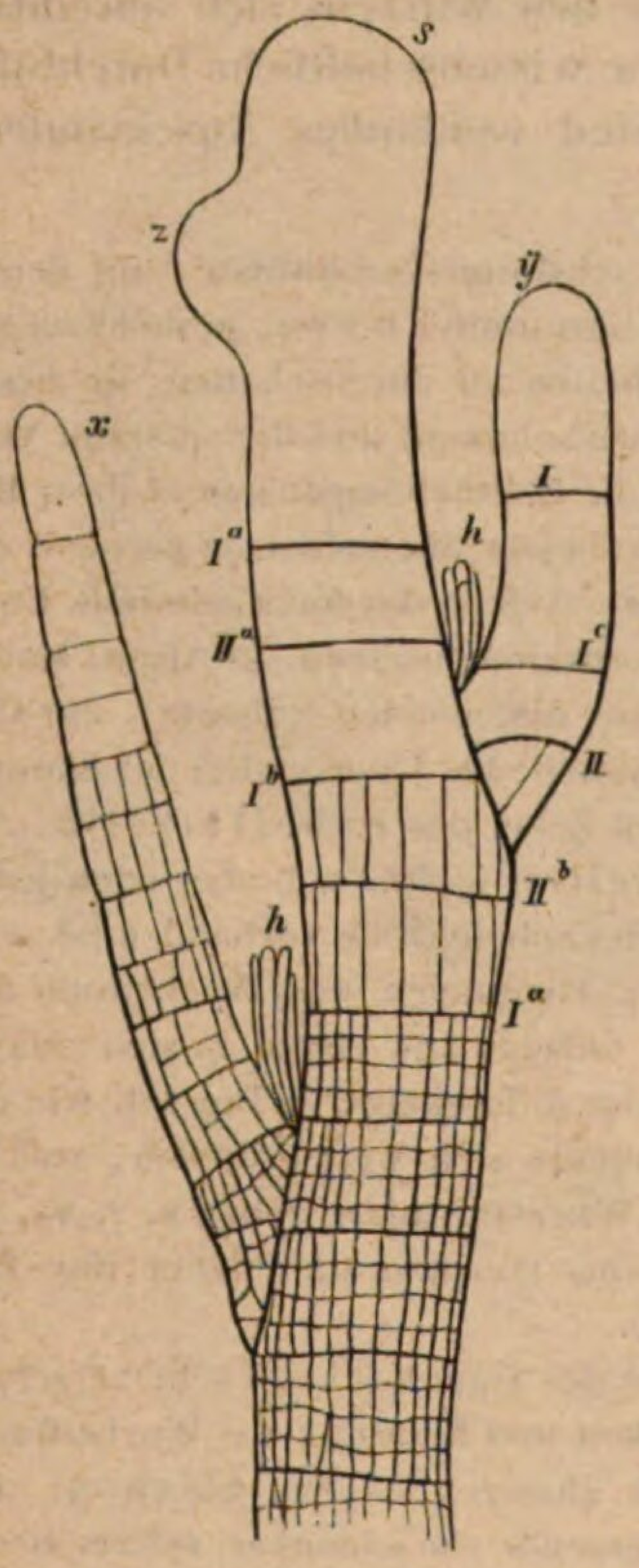


Fig. 103. Ein Ast des Thalloms von Stypocaulon scoparium mit zwei Seitenzweigen *x* und *y*, und der Anlage zu einem dritten *z* (84) nach Th. Geyler (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. IV. Taf. 34). Sämmtliche Linien bedeuten Zellwände.

b) Ich beginne mit dem Thallom von Stypocaulon scoparium, welches uns neben der einfachsten Form der Bildung seitlicher Glieder auch noch den seltenen Fall realisirt, dass das ganze Wachsthum (Volumenzunahme und äussere Gestaltung) allein an der Scheitelzelle stattfindet, während die Segmente ohne weiteres Wachsthum sich in zahlreiche Zellen zerlegen; bei allen folgenden Beispielen werden wir dagegen finden, dass die Segmente vor und während ihrer Theilung nach allen Richtungen hin wachsen, und dass das Wachsthum lange Zeit, bald in dieser bald in jener Richtung vorwiegend oft an bestimmten Stellen localisirt, fortdauert. Fig. 103 stellt den Gipfeltheil eines mit starkem Längenwachsthum begabten Astes des Thalloms von Stypocaulon scoparium nach Geyler dar. Die im Verhältniss zu den Gewebezellen ausserordentlich grosse Scheitelzelle *s* bildet nicht nur die Segmente, aus deren Theilung das Gewebe des Astes entsteht, sondern sie erzeugt auch durch seitliche, alternirend links und rechts eintretende Ausbuchtung die Anlagen der Seitenzweige (*z*, *y*, *x*); die Zweiganlage wird durch eine uhrglasförmige Wand von der fortwachsenden Scheitelzelle abgeschnitten, und gleichzeitig durch eine Querwand dem Körper des Astes ein neues Segment hinzugefügt (I^a); bald darauf entsteht ein zweites Segment über diesem dadurch, dass eine neue Querwand in der Scheitelzelle an der Mitte der den Seitenzweig abtrennenden Wand (bei I^b) entsteht. Alsdann wird jedes dieser Segmente abermals durch eine Querwand (erst das untere, dann das obere) halbirt (II^a, II^b), und so vier scheibenförmige Zellen im Ast gebildet, deren jede nun zunächst durch eine in der Verzweigungsebene liegende Längswand halbirt wird; jede Hälfte zerfällt durch eine zur vorigen senkrechte Längswand nochmals in zwei Hälften, die Scheibe wird also in Quadranten getheilt, deren jeder durch weitere Theilungen in äussere und innere Zellen zerfällt; die äusseren theilen sich ferner durch senkrechte radiale und später durch horizontale Wände in kleinere Zellen, wie das Liniennetz an unserer Figur unten erkennen lässt. Während dieser Vorgänge wächst die Scheitelzelle weiter, in ihr wiederholen sich die zuerst genannten Vorgänge, die Seitenzweige bilden sich, indem die erste Zelle derselben zu ihrer Schei-

telzelle wird in ähnlicher (doch etwas abweichender) Weise, wie der Ast weiter aus (vergl. die Fig.). Noch wenn der Seitenzweig einzellig ist, wächst er an der dem Aste zugekehrten Seite (an der Axel) aus; die Ausstülpung wird durch eine Wand abgeschnitten, und die so gebildete axelständige Zelle theilt sich wiederholt und ihre Tochterzellen wachsen zu gegliederten Haaren *h*, *h* aus, welche büschelweise in den Axeln der Seitenzweige stehen. Die Seitenzweige (Kurztriebe) bilden nur eine beschränkte Zahl von Segmenten, die letzten derselben werden immer dünner, endlich erlischt das Wachsthum und die Scheitelzelle spitzt sich zu. So tritt ein Unterschied des Astes und seiner Zweige hervor, der immerhin mit dem Verhältniss der Blätter zum Stamm der höheren Pflanzen verglichen werden kann. — Denkt man sich dagegen, es unterblieben alle Theilungen in der Scheitelzelle sowohl wie die späteren, die äusseren Umrisse bildeten sich aber in der angegebenen Weise aus, so bekämen wir eine regelmässig verzweigte Zelle, in welcher die morphologische Gliederung in

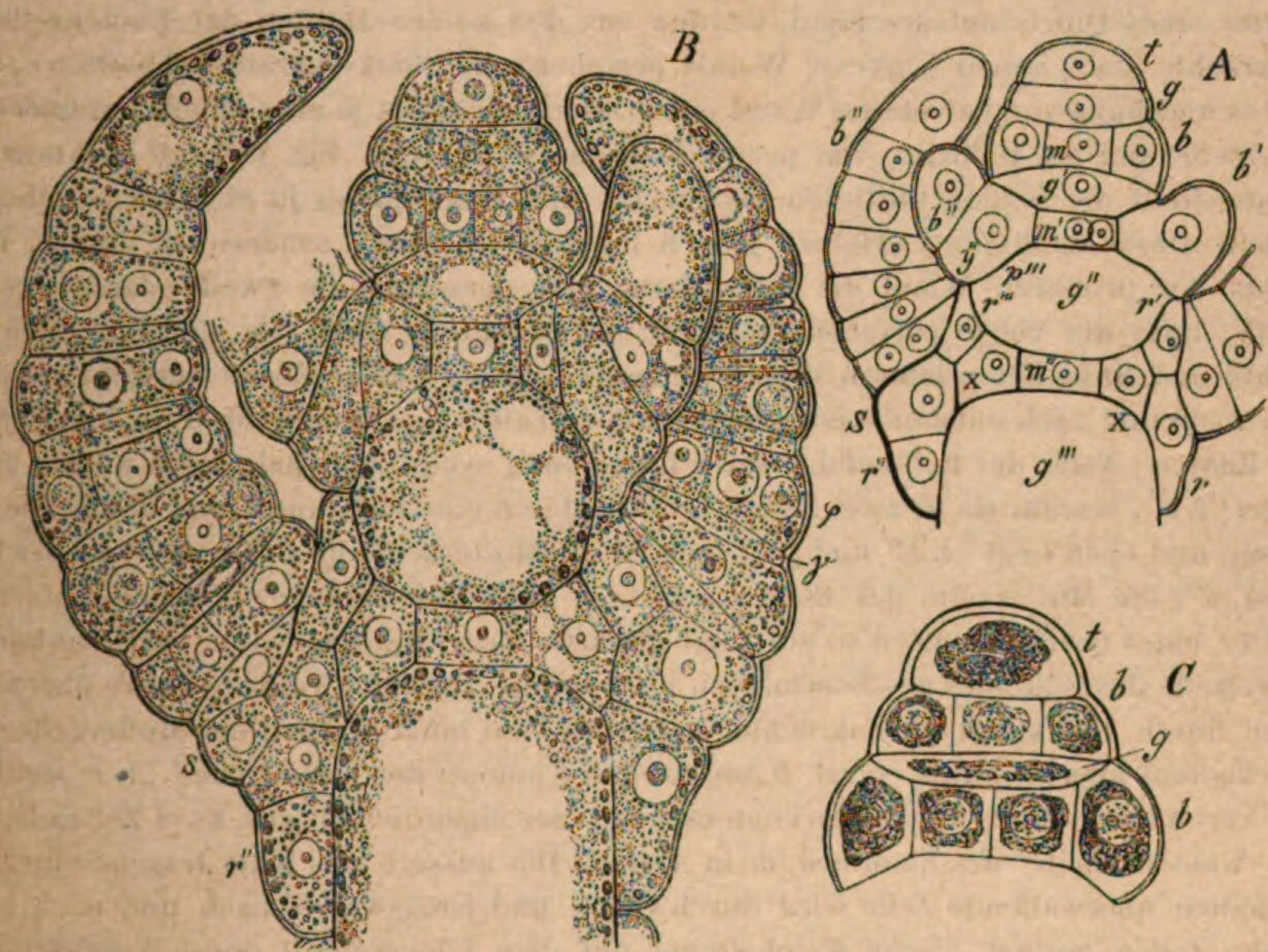


Fig. 104. Chara fragilis, Längsschnitt durch die Knospe; bei *A* ist der Inhalt der Zellen weggelassen, bei B ist die feinkörnige Substanz Protoplasma, die grösseren Körnchen Chlorophyll; man bemerkt die Vacuolenbildung; bei *C* ist der Inhalt der Zellen durch Iodlösung contrahirt (550).

der Hauptsache dieselbe wäre wie bei Stypocaulon; so ist es in der That bei Bryopsis, einer vielverzweigten, einzelligen Alge. Auch bei ihr liegen bisweilen wie bei Stypocaulon sämmtliche Verzweigungen in einer Ebene.

Etwas ausführlicher will ich den Aufbau des belaubten Stammes von Chara fragilis beschreiben[1]), wobei ich zur vorläufigen Orientirung über diese Familie einstweilen auf das Capitel: Characeen im II. Buch verweise. — Der aufrecht wachsende Stamm endigt in einer Scheitelzelle (Fig. 104 *t*) von der Form eines Kugelabschnittes; wenn der verticale Durchmesser dieser Zelle bis zu einer gewissen Höhe angewachsen ist, so wird ihr unteres Stück durch eine horizontale Querwand abgeschnitten. Dieses Segment (*g*) theilt sich seinerseits sofort nochmals durch eine Querwand in eine untere Zelle, welche zunächst die Form einer

1) Diess nach eigenen ausführlichen Untersuchungen mit Berücksichtigung der schönen Arbeit A. Braun's: Ueber die Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Characeen (Sitzungsber. der Berliner Akademie der Wiss. 1852 und 1853).

biconvexen Linse annimmt (g' in A und g in C), und in eine obere, welche eine biconcave Gestalt gewinnt (b in C). Jene erleidet keine weitere Theilung mehr, sie wächst nach und nach zu einem langen Cylinder (g, g'', g''' in A) heran, sie ist ein Internodium des Stammes. Die obere biconcave Tochterzelle des Segments dagegen wächst nur wenig in Richtung der Axe, stärker in den radialen Richtungen; sie theilt sich öfter, giebt einem Quirl von Blättern den Ursprung; sie kann als primäre Knotenzelle des Stammes bezeichnet werden. Durch ihre erste senkrechte Theilungswand wird dieselbe halbirt. In den aufeinanderfolgenden Knotenzellen sind diese Wände nicht gleichgerichtet, jede folgende ist immer nach derselben Seite hin um einen bestimmten (spitzen) Winkel gegen die vorige abgelenkt, so dass ein Längsschnitt durch mehrere Knoten nur hie und da diese erste Wand erkennen lässt (B, C). Diese fortschreitende Drehung der ersten den primären Knoten theilenden Wand ist die Ursache, dass auch die Blattquirle, deren Beziehung zu jener wir sofort erkennen werden, eine entsprechende Drehung nach einer Seite hin zeigen. Der Zahl der zu bildenden Blätter eines Quirls entsprechend, werden aus den beiden Hälften der Knotenzelle durch senkrechte (nach innen convexe) Wände peripherische Stücke herausgeschnitten[1]), so dass rechts und links von der ersten Wand des primären Knotens je eine innere (secundäre Knoten-)Zelle und ein Halbring von peripherischen Zellen liegt. Fig. C zeigt im Knoten b im Längsschnitt die beiden mittleren und rechts und links davon je eine der peripherischen Zellen. Diese Theilungen erfolgen jedoch nicht gleichzeitig, sondern so, dass z. B. vorn rechts der primären Wand die erste, dann links derselben die zweite, darauf rechts die dritte, links die vierte peripherische Zelle abgeschnitten wird, bis der Ring sich hinten rechts und links der primären Wand schliesst. Die so in einer Ebene (im Quirl) liegenden, aber nach und nach entstandenen peripherischen Zellen des Knotens sind die Urmutterzellen der Blätter. Nach der Reihenfolge ihrer Entstehung wölbt sich jede nach aussen und aufwärts (A, b'), worauf sie in zwei Zellen zerfällt, deren eine halb innen und unten, die andere aussen und oben liegt (A, b'' und y''); jene ist die Mutterzelle des Basilarknotens des Blattes, diese (b'') die Mutterzelle des Blattes selbst. — Die Mutterzellen des Basilarknotens aller Blätter eines Quirls wachsen so auf- und abwärts, dass sie die sich nun verlängernde Internodialzelle des Stammes gewissermassen überwallen. Darauf wird der äussere überwallende Theil durch eine ziemlich senkrechte Wand von dem inneren Theil der Mutterzelle des Basilarknotens abgeschnitten (vergl. B am zweiten Knoten); der innere Theil (A, x) stellt fortan das Verbindungsstück des Basilarknotens[2]) mit der eigentlichen (aus zwei Zellen bestehenden) Knotenscheibe des Stammes (m in A) dar. Die äussere das Blatt tragende und die Internodien überwallende Zelle wird durch Quer- und Längswände nach und nach in zahlreiche Zellen zerlegt, deren Erscheinung auf dem Längsschnitt durch Vergleichung der Fig. 104 A bei r, r', r'', r''' S und B r'', S hinreichend klar wird (den fertigen Zustand des Basilarknotens im Längsschnitt vergl. im II. Buch, Characeen). Aus der Zelle S (104, A) gehen auch zwei einzellige sogen. Stipulae hervor, welche an der Basis jedes Blattes nach unten und aussen gerichtet sind (104, B, S); die mit r'' bezeichnete Zelle in B ist Mutterzelle eines absteigenden Rindenlappens, dieselbe Figur zeigt auch die Mutterzelle eines von demselben Blatte aufsteigenden Rindenlappens. Fig. 105 zeigt die Fortbildung der Rindenlappen in der Aussenansicht; bei A ist das Internodium noch sehr kurz, S sind die paarweise aus den Blattbasen eines oberen Quirls hervortretenden Stipulae, die Andeutungen der aufwärts gerichteten, aus den Basen des unteren Quirls hervorragenden sind unten ebenfalls zu sehen; die Zellen r sind die Mutterzellen des aufsteigenden Rindenlappens, die den absteigenden in der Mitte des von ihnen bedeckten Internodiums begegnen. In dem Maasse wie das Internodium sich verlängert, wachsen auch die Mutterzellen der Rindelappen und zwar jede an ihrer Spitze fort, sie schieben sich dabei, etwas rascher als das Internodium selbst wachsend, prosenchymatisch zwischen einander (B, C). Das Wachsthum und die Zelltheilung

1) Vergl. die Abbildung bei Nägeli und Schwendener, Mikroskop II, p. 596.
2) Die Zelle x kann als erstes Internodium des Blattes gedeutet werden.

jedes Rindenlappens hat eine grosse Aehnlichkeit mit den entsprechenden Vorgängen an Stamm und Blatt. Die fortwachsende Mutterzelle jedes Lappens theilt sich durch successive auftretende Querwände je in eine Scheitelzelle und in ein Segment (*v*, *v* in *C* sind die Scheitelzellen auf- und absteigender Rindenlappen). Die Letztere zerfällt durch eine neue Quer-

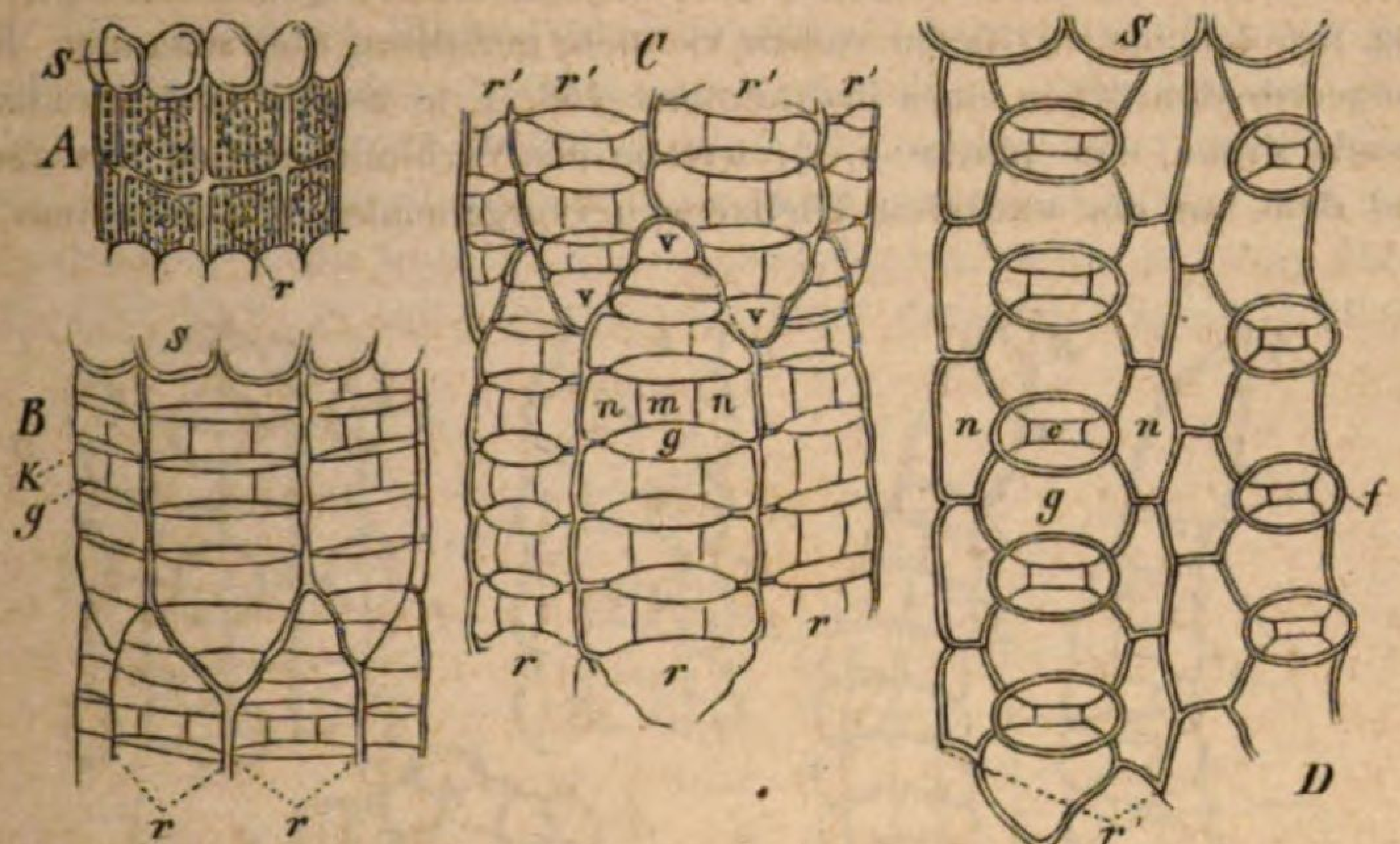


Fig. 105. Chara fragilis, Rindenbildung des Stammes; Altersfolge nach den Buchstaben *A*—*D*. — *s* Stipulae, *r* jedesmal ein ganzer Rindenlappen, *v* dessen Scheitelzelle, *k* dessen Knotenmutterzelle, *g* dessen Internodialzelle; in *C* sind *r*, *r*, *r* die aufsteigenden, *r'*, *r'*, *r'*, *r'* die absteigenden Rindenlappen eines Stamminternodiums (für das Uebrige s. den Text).

wand in eine biconvexe Internodialzelle der Rinde (*g* in *B* und *C*) und eine biconcave [1]) Rindenknotenzelle; jene bleibt fortan ungetheilt, diese aber wird durch radiale, successive auftretende Längswände in eine mittlere (*m*) und zwei seitliche Zellen (*n n* in *C*) zerlegt; die Seitenzellen des Rindenknotens bleiben ungetheilt, sie verlängern sich und bilden die breiten Seitenreihen eines Rindenlappens, deren Querwände mit der Mittelreihe desselben alterniren (*n n* und *g* in *D*); die Zellen dieser drei Reihen verlängern sich mit dem Internodium und werden zu langgezogenen Schläuchen; die mittlere Zelle jedes Rindenknotens aber wird noch einmal in eine äussere, knopfartig hervorragende Zelle (*f* in *D*) und eine innere Rindenknotenzelle getheilt (vergl. Fig. 105 *D c*). — Während nun so von den Blattbasilarknoten ausgehend die Rinde der Stamminternodien gebildet wird, wachsen die Blätter der Quirle rasch aufwärts und wölben sich über dem Stammscheitel, eine Knospe darstellend, zusammen (Fig. 104). Jedes Blatt wächst an der Spitze fort, während unterhalb derselben durch Querwände scheibenförmige Segmente abgeschnitten werden (Fig. 104, *A* und *B*); dann hören diese Theilungen auf, die Scheitelzelle verlängert sich noch, wächst in eine Spitze aus und verdickt diese dornartig; das weitere Wachsthum des Blattes beruht auf der Streckung der bereits angelegten Segmente. Jedes derselben, mit Ausnahme der beiden oberen, theilt sich durch eine Querwand in eine untere biconvexe Blattinternodialzelle (104, *B*, *γ*) und eine obere biconcave Blattknotenzelle (104 *B*, *q*) und zwar schreitet dieser und die folgenden Vorgänge in einem Blatte von unten aufwärts fort. Die Blattinternodialzellen, anfangs sehr niedrig, verlängern sich später sehr bedeutend, die Blattknotenzellen anfangs höher, wachsen nur wenig in Richtung der Blattaxe, aber sie allein theilen sich noch weiter, sie liefern die Berindung der Blattinternodien und die Seitenblättchen. Die Knotenzelle des Blattes unterscheidet sich von der des Stammes dadurch, dass sie nicht durch eine Längswand wie diese halbirt wird; gleich ihr zerfällt sie aber durch successive

1) Es ist bei diesen Bezeichnungen zu beachten, dass der Rindenlappen nicht cylindrisch ist, sondern einen Längsabschnitt eines Cylinders darstellt, da seine innere Seite dem cylindrischen Internodium aufliegt

auftretende, an einem auf der Innenseite des Blattes liegenden Punct der Peripherie beginnende, rechts und links fortschreitende Wände in einen Kranz peripherischer Zellen, der eine centrale, tafelförmige Zelle, die eigentliche Blattknotenzelle (106, *w* in *E*) umgiebt. Somit verwandelt sich die Mutterzelle des Blattknotens in die Anlage eines Quirls, ähnlich wie die Mutterzelle des Stammknotens, aber die successiven Quirle des Blattes zeigen keine Wendung, ihre homologen Glieder stehen vielmehr geradlinig über einander. Jede der kranzförmig angeordneten Zellen eines Blattknotens (106, *A*, *y*) zerfällt in drei radial hintereinander liegende Zellen, eine innere (*u*, *v*), welche das Verbindungsglied mit der Blattknotenzelle und dem aus der mittleren Theilzelle hervorgehenden Basilarknotens (*br*) herstellt,

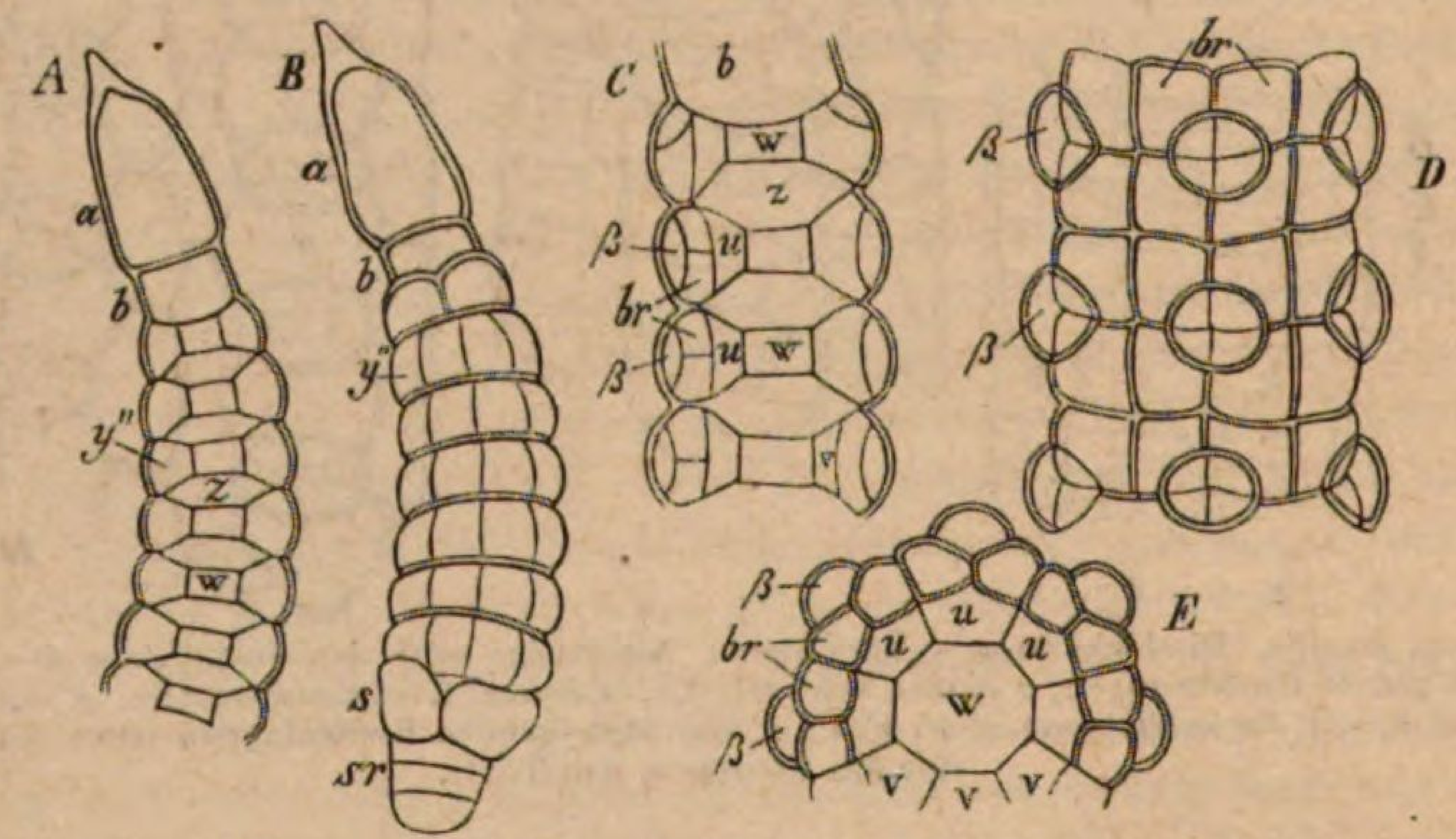


Fig. 106. Chara fragilis, Blätter. *a* Endglied, *b* vorletztes Glied eines Blattes; *z* Internodialzellen des Blattes; *w* Blattknotenzelle; *y''* Mutterzelle eines Seitenstrahls und seines Basilarknotens, aus ihr entsteht *v* und *u* (das Verbindungsglied) *br* der Basilarknoten, der vier einfache Rindenlappen liefert, und *β* der Seitenstrahl. *A* und *C* im Längsschnitt, *B* ganzes junges Blatt von aussen gesehen mit dem Stipulis *s* und seinem absteigenden Stamm-Rindenlappen *sr*; *D* mittlerer Theil eines älteren, doch noch jungen Blattes von aussen; *E* Querschnitt eines Blattknotens von dem Alter wie *D*.

während die dritte äussere Zelle (*β*) ein Blättchen zweiter Ordnung darstellt, welches indessen bei Ch. fragilis meist nur eine knopfartige Vorragung bildet, nur neben den Antheridien und Sporenknospen wächst es zu einem längeren Strahle aus. Die mittlere der drei Zellen nun, welche aus der Theilung von *y* (106 *A*) hervorgehen, bildet zugleich den Basilarknoten dieses Seitenstrahls (Blättchens) und die Berindung der Blattinternodien; sie zerfällt nämlich in vier in Kreuz gestellte Zellen (*br* in *C*), auf denen die das Blättchen bildende Zelle äusserlich aufsitzt (*D*, *E*); nur wenn das letztere sich in ein Antheridium umwandelt, wird noch eine fünfte, centrale Zelle zwischen den vier kreuzweise gestellten erzeugt; diese letzteren wachsen nun mit dem Blattinternodium fort, sie bilden sich zu langen Schläuchen aus, deren Gesammtheit die Rinde des Blattes darstellt (vergl. Fig. 106 *D*).

Als drittes Beispiel wähle ich Pringsheim's[1]) Darstellung der Vorgänge in der Stammknospe von **Salvinia natans**. Der Stamm dieser Pflanze schwimmt horizontal auf dem Wasser, er besteht aus Internodialstücken und Knoten, deren jeder drei Blätter trägt; zwei davon sind flächenartig entwickelt oberhalb des Wassers, von Pringsheim Luftblätter genannt, zum Unterschied von dem dritten Blatte jedes Quirls, welches in's Wasser hinabhängt und aus zahlreichen fadenförmigen Zipfeln besteht; das Ende des horizontalen Stammes hängt fast senkrecht in's Wasser hinab. Diese Andeutungen genügen, um im Folgenden die Ausdrücke vorn und hinten, obere und untere (Bauch- und Rücken-)Seite des Stammes, rechte und linke Seite desselben zu verstehen[2]), obgleich in den Abbildungen die Stammspitze

1) Pringsheim, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. III.

2) Ich brauche diese Ausdrücke abweichend von Pringsheim, weil sie den Anfänger, wie ich glaube, rascher orientiren. Die Stammspitze ist **vorn**, seine Bauchseite die untere dem Wasser zugekehrte.

aufrecht dargestellt ist. Die Stammspitze von Salvinia besitzt eine Scheitelzelle, welche vorn aussen durch eine gewölbte Wand begrenzt wird, während sie hinten durch 2 ebene, einander unter etwa 90⁰ schneidende Wandflächen keilförmig abgeschlossen ist; die Durchschnittslinie dieser geht von der Rücken- zur Bauchseite, die beiden hinteren Wandflächen liegen also rechts und links, jede gegen die Mittelebene, welche die Wachsthumsaxe des Stammes *xx* (107, *A*) enthält, Rücken- und Bauchfläche schneidet, um etwa 45⁰ geneigt. Wenn die Scheitelzelle sich bis zu einem bestimmten Maass verlängert hat, so tritt eine Theilungswand auf, welche einer der beiden Hinterflächen parallel ist und ein Segment abschneidet; von der fortwachsenden Scheitelzelle wird darauf ein zweites, auf der anderen Seite liegendes Segment abgeschnitten; so sind abwechselnd, rechts und links die Segmente *O, P, Q, R, S, T, U, V, W* in 107 *A* entstanden. Jedes Segment wächst in Richtung der

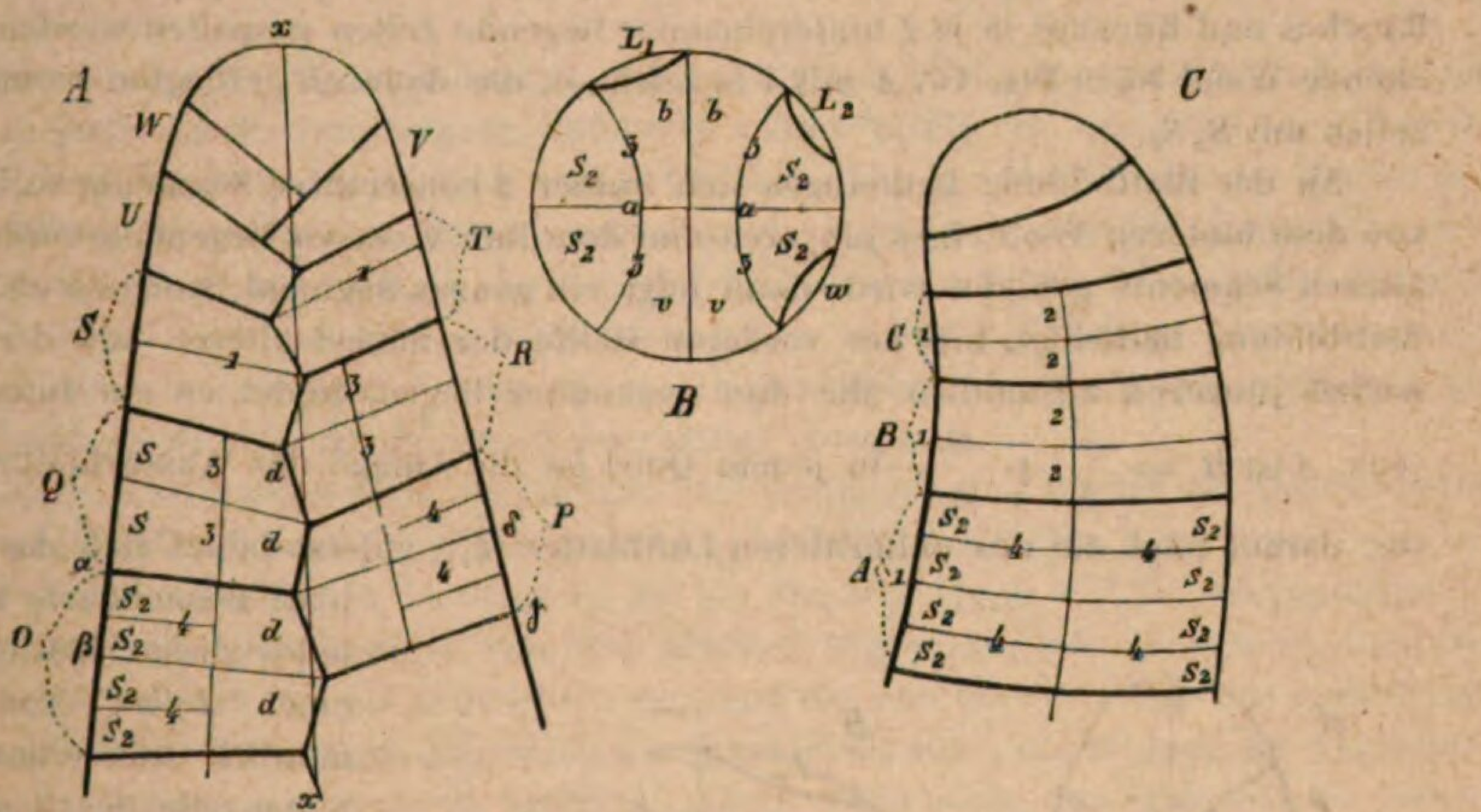


Fig. 107. Stammgipfel von Salvinia natans, schematisch nach Pringsheim. *A* von der Rückenfläche (oder Bauchfläche) gesehen, *B* im Querschnitt etwa bei *Q* von *A*; *C* Seitenansicht. *x x* in *A* die Mittelebene, durch welche der Stamm in eine rechte und linke Hälfte getheilt wird; *O* bis *W* die Segmente desselben; in der Seitenansicht sind die Segmente mit *A*, *B*, *C* bezeichnet. Die Ziffern 1, 2, 3, 4 sind die Ordnungszahlen der Theilungswände der Segmente, *S S* primäre Seitenzellen, S_2 S_2 secundäre Seitenzellen; *d d* in *A* und *b b* in *B* die Rückenzellen, *v v* in *B* die Bauchzellen. *w* Lage des Wasserblattes, L_1, L_2 Lage der Luftblätter eines Quirls, dessen Querschnitt in *B* dargestellt ist.

Stammlänge und zugleich in radialer Richtung; diess ist mit einer Verschiebung verbunden, durch welche die anfangs schiefen Theilungswände der Scheitelzelle, welche je zwei Segmente einer Seite trennen, nach und nach radial gestellt werden, so dass sie die Mittelebene ungefähr unter 90⁰ (früher unter 45⁰) schneiden. Anfangs ist die Wand, welche die Segmente der rechten und linken Seite trennt, zickzackartig gebrochen, jemehr die Segmente sich in halbe Querscheiben umbilden, desto mehr nähert sie sich einer ebenen, mit der Mittelebene zusammenfallenden Fläche. Während dieser Wachsthumsvorgänge wird jedes Segment in mehrere Zellen zerlegt; zuerst wird es durch eine Wand, welche seiner vorderen und hinteren Fläche parallel ist, halbirt (*A*; 1). Jede so entstandene vordere und hintere Segmenthälfte wird nochmals halbirt, durch eine Wand, welche senkrecht auf der vorigen steht; sie schneidet die Mittelebene und die conische Aussenfläche des Segments, sie ist also nur in der Seitenansicht deutlich zu sehen (107 rechts, 2, 2, 2). Durch diese zweite Theilung wird das Segment in zwei obere oder dorsale und in zwei untere oder ventrale Zellen zerlegt. Jede dieser Zellen nimmt ein Viertel des Querschnitts des jungen Stammes ein. In jeder der vier Zellen, aus denen das Segment nun besteht, tritt nun eine dritte Theilung ein, durch eine Wand, welche die Bauch- und Rückenfläche schneidet; sie ist gebogen und ihr Verlauf kann nur durch eine Querschnittsansicht 107 *B* 3 verständlich gemacht werden. Nach dieser Theilung besteht das Segment aus 8 Zellen, deren Formen verschieden sind und

die sich nicht mehr gleichartig theilen; die Ansicht *A* und *B* zeigt, dass von diesen 8 Zellen eines Segments 4 der Rücken- und 4 der Bauchseite angehören; hier wie dort grenzen je 2 der Mittelebene an, je 2 Zellen sind äusserlich und seitlich; jene sind als Rückenzellen (*dd* in *A* und *bb* in *B*) und Bauchzellen (*vv* in *B*) diese als primäre Seitenzellen des Rückens und des Bauches (*SS*) bezeichnet worden. Der Querschnitt der Segmente zeigt von diesen 8 Zellen, da immer 2 gleichartige hintereinander liegen, natürlich nur vier, nämlich eine Rücken-, eine Bauchzelle, eine primäre Seitenzelle des Rückens und eine des Bauches. Da aber jeder Querschnitt zwei successive gebildete Segmente (ein linkes und ein rechtes) trifft, so giebt er das Bild eines in 8 Zellen getheilten Kreises, von ihnen gehören die 4 rechts der Mittelebene dem rechten, die 4 links der Mittelebene dem linken Segment an. — Die nun folgende vierte Theilung trifft bereits in die Vorbereitungen zur Blattbildung, durch sie wird das Segment in 12 Zellen zerlegt, da nur die 4 primären Seitenzellen des Bauches und Rückens in je 2 hintereinander liegende Zellen gespalten werden; die entsprechende Wand ist in Fig. 107 *A* mit 4 bezeichnet, die dadurch erzeugten secundären Seitenzellen mit $S_2 S_2$.

An der Blattbildung betheiligen sich immer 2 consecutive Segmente so, dass der Quirl von dem hinteren Theil eines jüngeren und dem ihm vis-à-vis liegenden vorderen Theil des älteren Segments gebildet wird; dann folgt ein ganzes Segment, welches sich nicht an der Blattbildung betheiligt, mit der vorderen Hälfte der nächst älteren und der hinteren der nächst jüngeren zusammen (die ihm gegenüber liegen) bildet es ein Internodium z. B. (108 *A* ist $H = \frac{J}{2} + \frac{G}{2}$). In jedem Quirl ist die Anlage des Wasserblattes (*w*) die älteste, darauf folgt die des entfernteren Luftblattes (L_1), zuletzt bildet sich das dem Wasserblatt benachbarte Luftblatt (L_2); jedes dieser Blätter entsteht aus einer Zelle: das Wasserblatt nämlich aus einer primären Seitenzelle des Bauches (in welcher die vierte Theilung unterblieb) in der Vorderhälfte des älteren Segmentes der Knotenscheibe; das erste Luftblatt entsteht aus der Rückenzelle der Hinterhälfte des jüngeren Segmentes der Knotenscheibe; das zweite Luftblatt endlich aus der vorderen secundären Seitenzelle des Rückens desselben Segmentes, aus welchem das Wasserblatt entstand. Es sind also ungleichnamige Zellen, welche die drei Blätter eines Quirls liefern; in jedem folgenden Quirl folgt die Blattbildung genau demselben Gesetz, da aber zwischen je 2 Knotenscheiben ein Internodium von der angegebenen Zusammensetzung liegt, so muss jeder folgende Quirl mit dem vorhergehenden alterniren, wie Fig. 108 *A* zeigt. Dadurch entstehen auf dem Rücken zwei Reihen älterer und zwei Reihen jüngerer Luftblätter, auf der Bauchseite aber nur zwei Reihen Wasserblätter. Die Bauchzellen bleiben von der Blattbildung überhaupt ausgeschlossen (108 *B*, *vv*). Aus ihnen bildet sich das Gewebe der dem Wasser zugekehrten Stammhälfte; von den sechs anderen Zellen der Knotenscheibe werden immer nur drei zur Blattbildung

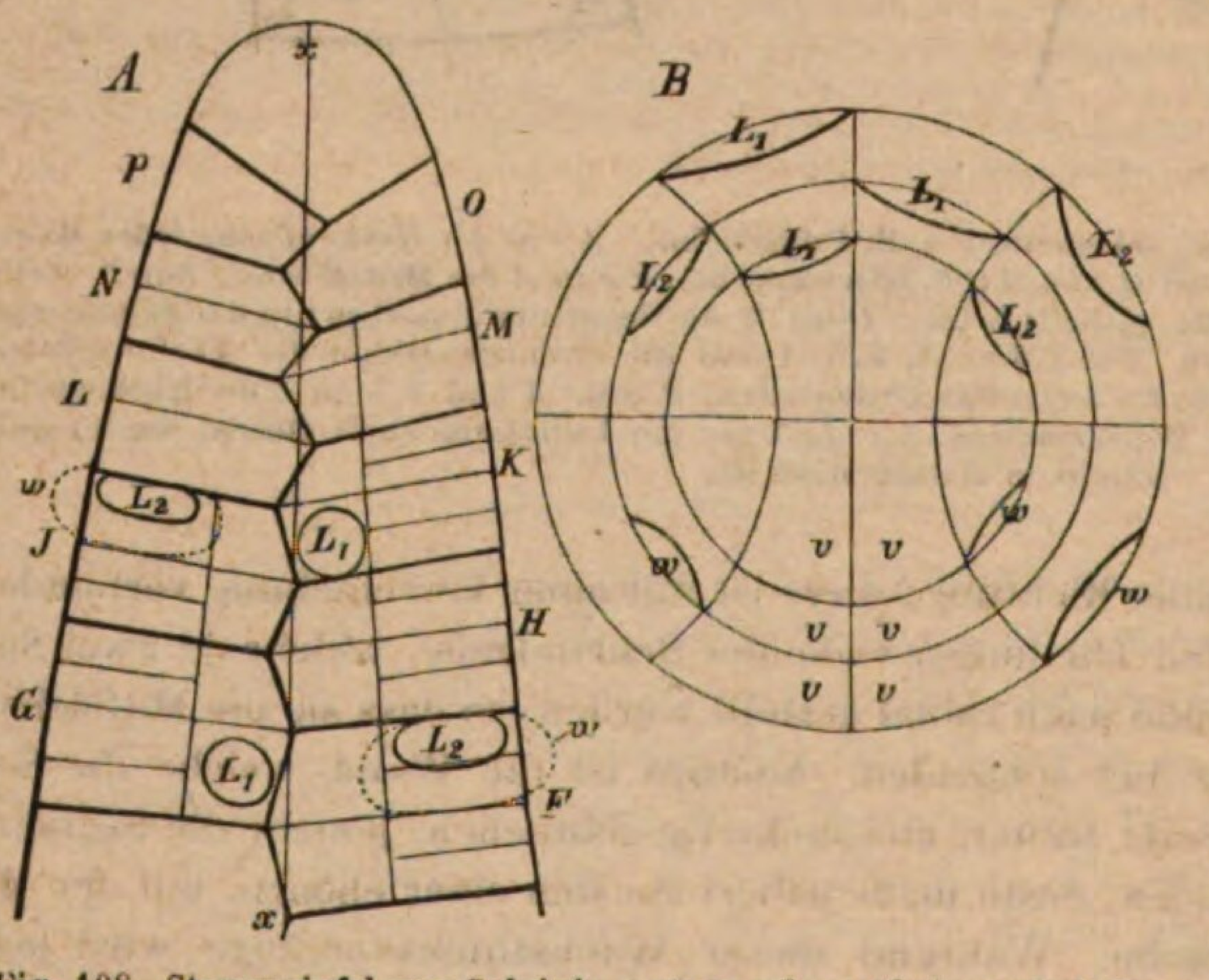


Fig. 108. Stammgipfel von Salvinia natans schematisch nach Pringsheim; *A* Ansicht von der Rückenfläche, *B* Diagramm, dessen Kreise die Lage dreier consecutiven Quirle darstellen. In *A* bedeuten die Buchstaben *F*, *G* — *P* die Segmente; L_1, L_2 die Luftblätter, *w* die Wasserblätter; *v v* in *B* die Bauchzellen. Die Linie *x x* in *A* die Mittelebene des Stammes.

verwendet, die anderen ruhen; in den Segmenthälften einer Stammseite, die sich an der Knotenbildung betheiligen, wechseln die gleichnamigen Zellen in der Blattbildung ab. Die Betrachtung der Fig. 108 zeigt auch sofort, dass die Quirle nicht nur alterniren, sondern auch entgegengesetzte Wendung haben; liegt bei dem einen das Wasserblatt links, so liegt es bei den anderen rechts. Vergegenwärtigt man sich die Aufeinanderfolge der Bildungsvorgänge in einem Quirl und dann in den aufeinanderfolgenden Quirlen, und betrachtet man diess als eine zusammenhängende Bewegung, so gewährt sie das Bild einer hin- und hergehenden Pendelschwingung (vergl. 108 *B*). — Bezüglich der Stellung der Blätter weist Pringsheim noch darauf hin, dass die Entfernung zwischen Wasserblatt und seinem benachbarten Luftblatt der Entfernung dieses von dem älteren Luftblatt desselben Quirls gleich ist und $^1/_3$ des Stammumfanges beträgt[1]). Zwischen den beiden Luftblättern bleibt diess auch später so, während der Abstand des Wasserblatts von seinem benachbarten Luftblatt sich vergrössert.

Das Wachsthum der Blätter schreitet unter ähnlichen Theilungsvorgängen wie das der Stammspitze fort: die Blattmutterzelle wölbt sich auswärts (Fig. 98) und wird zur Scheitelzelle des Blattes, die sich durch nach rechts und links von der Mittelebene des Blattes geneigte Scheidewände theilt und Blattsegmente liefert. Dabei tritt aber der Unterschied auf, dass die Luftblätter gleich anfangs stark in die Breite wachsen, das Wasserblatt dagegen cylindrisch bleibt; aber aus seinen Segmenten treten in der Reihenfolge, wie diese entstehen, Randzellen hervor und werden zu neuen Scheitelzellen, durch deren Wachsthum und Segmentirung die Seitenzipfel des Wasserblattes entstehen.

Die bisher betrachteten Fälle des Aufbaus der Stammaxe und Blätter aus Querscheiben der Scheitelzelle (Characeen) oder aus zweireihig gestellten schiefen Segmenten, wie bei Salvinia, sind die selteneren[2]); häufiger ist es bei den Muscineen und Gefässkryptogamen, dass die Scheitelzelle des Stammes von vier Flächen begrenzt wird, nämlich so, dass die freie Scheitelfläche nach aussen gewölbt ist, während die drei ebenen rückwärts gerichteten Flächen denen einer dreiseitigen Pyramide ähnlich gestellt sind; die Bildung der Segmente, aus denen der Stamm sich aufbaut, geschieht durch Theilungen der Scheitelzelle derart, dass die neu auftretenden Theilungswände in derselben fortschreitend immer einer der drei abwärts und einwärts geneigten ebenen Flächen der Scheitelzelle ungefähr parallel sind[3]); die so entstehenden Segmente sind schief gegen die Stammaxe gestellte Tafeln mit gewölbter Aussenfläche, mit ebenen Innenflächen; je drei solcher Tafeln bilden einen Umgang einer Wendeltreppe, die sich aus den successiven Segmenten aufbaut. So ist es bei der Mehrzahl der Muscineen und bei den Equiseten. Bei beiden giebt jedes Segment einem Blatte die Entstehung. Bei den Muscineen wölbt sich sofort die Anssenwand des eben entstandenen Segments noch weiter auswärts und aufwärts; die äussere Ausbuchtung der Zelle wird durch eine Querwand von ihrem inneren Theil abgeschnitten; jener ist die Mutterzelle des Blattes, dieser die Mutterzelle eines Stammausschnittes (vergl. Fig. 99); beide wachsen weiter und theilen sich wiederholt. Die Mutterzelle des Blattes wird zu dessen Scheitelzelle, die sich durch zweireihig gegen die Blattmittelebene geneigte Wände theilt, während in der dem Stamm gehörigen Hälfte des Segments Längswände in radialer und tangentialer Stellung auftreten; der Stamm setzt sich also aus wendeltreppenartig geordneten, drei-

1) Aus der Anordnung und Entstehungsfolge des Blattes darf man schliessen, dass die Quirle der Anlage nach fünfgliedrig sind und dass immer zwei Glieder eines Quirls unentwickelt bleiben.

2) Durch zweireihig gestellte Segmente baut sich auch der Stamm der Selaginellen auf; bei den Farrnkräutern liefert die Scheitelzelle nach Hofmeister bald zweireihig bald dreireihig gestellte Segmente.

3) Daraus folgt jedoch nicht, dass sämmtliche Segmente immer in drei geraden Reihen lägen; so ist es allerdings bei den Equiseten, nicht aber bei den Muscineen, wo die Scheitelzelle nach jeder Theilung oft eine seitliche Verschiebung immer in demselben Sinne erfährt.

eckigen Segmenten zusammen, deren Längstheilungen, später Quertheilungen das Urmeristem des Stammes bilden. So wie bei Salvinia werden im Verlauf des Wachsthums diese Stammsegmente, die anfangs schief auswärts und aufwärts gerichtet sind, horizontal (den Stamm senkrecht gedacht), wie Fig. 99 *sg* zeigt. Ein ähnliches und zugleich abweichendes

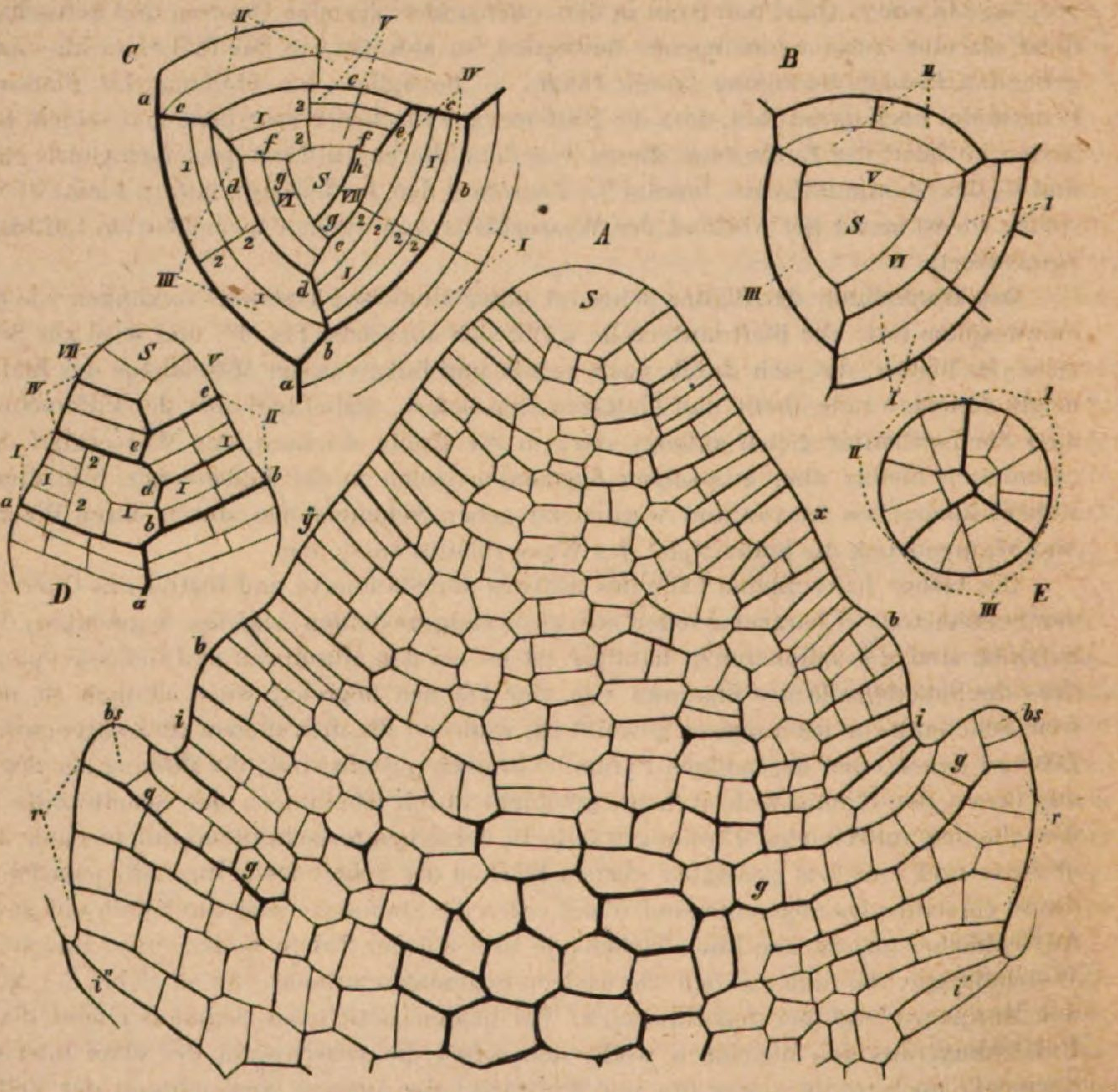


Fig. 109. Scheitelregion des Stammes von Equiseten; *A* Längsschnitt einer unterirdischen kräftigen Knospe von E. Telmateja im September (550); *B* Ansicht des Scheitels von oben; beides nach der Natur. *C*, *D*, *E* von Equ. arvense nach Cramer (aus Nägeli und Cramer Pflanzenphysiol. Unters. Heft IV); *C* schematischer Grundriss der Stammspitze; *D* Aussenansicht einer solchen; *E* Querschnitt ungefähr bei *I* in *D* durchgeführt. — Die römischen Zahlen *I*, *II*, *III*, *IV*, *V*, *VI*, *VII* sind die Ordnungszahlen der Segmente der Scheitelzelle *S*; die arabischen Ziffern 1, 2, 3 die Ordnungszahlen der in den Segmenten auftretenden Scheidewände; diese sind durch dünnere Linien bezeichnet, während die Wände der Segmente selbst dick gehalten sind; bei *C* und *D* sind diese Wände noch mit *aa*, *bb* u. s. w. bezeichnet. — Bei *A* ist *x* und *y* die beginnende Bildung des Kreiswalles, der die Blattzipfel erzeugt; *bb* ein schon weiter hervortretender Wall; *bs* die Scheitelzellen der Blattzipfel eines älteren Quirls; *r* das Rindengewebe; *g g* die Zellschicht, aus der sich der Fibrovasalstrang des Blattzipfels bildet Die dicken Linien in *A* bedeuten luftführende Intercellularräume. — In *B* und *C* sind nur die Linien angegeben, wo die Theilungswände die Oberfläche des Stammendes schneiden, *E* ist ein wirklicher Querschnitt, der auch die inneren Theilungswände erkennen lässt.

Verhalten findet sich bei den Equiseten wieder; auch hier trägt jedes Segment zur Blattbildung bei, je drei Segmente, die einen Umlauf bilden, stellen sich durch ungleiches Längenwachsthum in eine Querzone zusammen und erzeugen eine der bekannten Blattscheiden (Quirle), indem sich ihre Aussenwände zunächst wallartig auswärts wölben. Noch bevor dieser Ringwall hervortritt, erfährt jedes Segment der Scheitelzelle eine Theilung, durch welche es in zwei übereinander liegende gleiche, dreieckige Platten zerlegt wird (Fig. 109 *C* die mit 1 bezeichneten Linien); jede dieser Letzteren wird durch eine fast radial gestellte Längs-

wand (*C.* 2) getheilt; darauf treten tangentiale Wände in diesen vier Zellen auf (109, *A* unter *S*), wodurch jedes Segment in äussere und innere Zellen zerfällt; jene werden nochmals in übereinander liegende Platten zerlegt, so dass der Umfang des Stammgipfels aus niederen breiten Gewebeplatten sich aufbaut, während die inneren Zellen ein mehr unregelmässiges Gewebe bilden; dieses ist die Anlage des Markes; jenes peripherische Gewebe liefert die blattbildenden Wälle (109, *A*, *x*, *y*, *b*) und das Gewebe der Internodien des Stammes, welches später als Hautgewebe, Grundgewebe und Fibrovasalstränge sich differenzirt, während das Mark bald zerstört wird. Ueber die weitere Fortbildung der Blattscheiden und ihre gegenseitige Stellung ist das II. Buch: »Equiseten« zu vergleichen. Es ist aus dem Gesagten leicht ersichtlich, dass bei den Muscineen und Equiseten eine ursprüngliche Anlage von Interfoliartheilen des Stammes gar nicht vorkommt, während diese bei Chara und Salvinia schon der Uranlage des ganzen Baues nach vorhanden sind; dennoch kommt bei jenen, zumal den Equiseten, durch spätere Wachsthumsverhältnisse eine scharfe Abgliederung der Stamminternodien von den Blättern zustande; es ist aber zu beachten, dass das stammbildende Gewebe in diesen Fällen gleichen Ursprungs mit dem Blattgewebe ist; es ist nicht richtig zu sagen, die Rinde oder das ganze Gewebe der Internodien sei in solchen Fällen aus den Blättern entstanden, ebenso gut könnte man sagen, diese seien Producte jener; Thatsache ist nur die gemeinsame Entstehung beider aus den Segmenten der Scheitelzelle des Stammes.

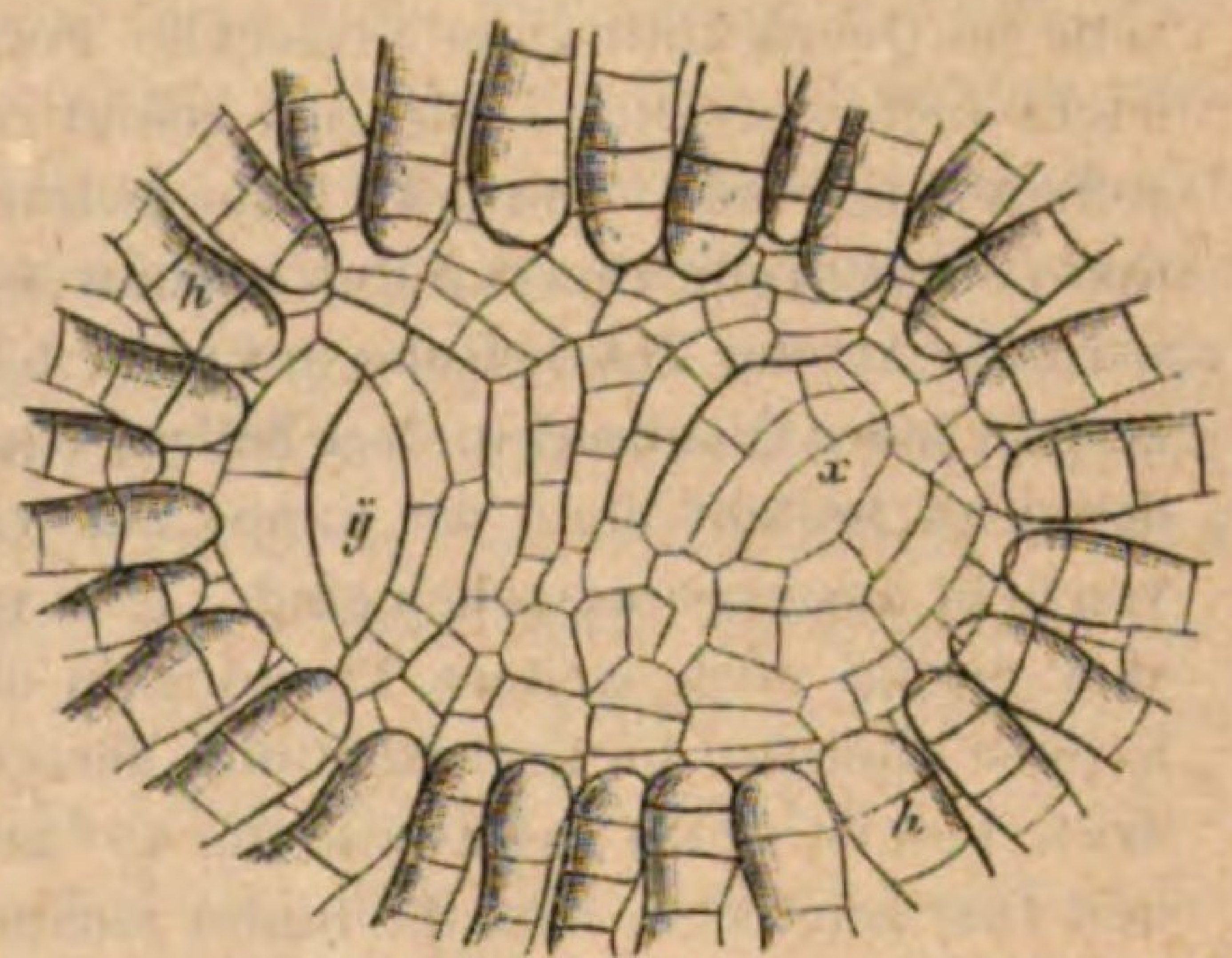


Fig. 110. Gipfel des Stammes von Pteris aquilina, (550) von oben gesehen; *y* die zweischneidige Scheitelzelle des horizontal kriechenden Stammes, deren Schneiden in der Verticalebene liegen; *x* die Scheitelzelle des jüngsten Blattes, ebenfalls zweischneidig, aber schief gestellt; die sie umgebenden Zellenzüge lassen noch ihre Entstehung aus einem Segment des Stammscheitels erkennen. Diese Theile liegen im Grunde einer trichterförmigen, horizontal verbreiterten Vertiefung des Stammendes, welche mit Haaren *h h* dicht besetzt ist. (Vergl. das Kapitel Farne im II. Buch.)

Wenn schon in den bisherigen Fällen, wo die Zellen gross und nicht sehr zahlreich sind, die Feststellung des Wachsthums der jüngsten Stamm- und Blattanlagen mit ausserordentlichen Schwierigkeiten zu kämpfen hat, so wachsen diese noch mehr, wenn die Scheitelzelle selbst nicht viel grösser ist als ihre Segmente, und wenn diese durch rasche Theilung alsbald ein kleinzelliges Urmeristem liefern; so bei den Farnstämmen und zum Theil bei den Lycopodiaceen; noch viel schwieriger wird die Sache bei den Phanerogamen; wenn es hier zuweilen auch gelingt, e i n e Scheitelzelle, oder statt dieser e i n i g e gleichwerthige Scheitelzellen des Stammes zu erkennen[1]), so ist doch die Verfolgung der einzelnen Vorgänge bis zur Bildung der jüngsten Blattanlage noch nirgends hinreichend durchgeführt; man muss sich in diesen Fällen meist damit begnügen, aus dem Erscheinen von vielzelligen Protuberanzen an dem aus Urmeristem bestehenden Stammende und aus ihren Stellungsverhältnissen die Blattnatur der seitlichen Auswüchse des Stammendes zu folgern. Da die bisher mitgetheilten Beispiele die leitenden Thatsachen an die Hand geben, auf die wir uns in späteren Betrachtungen als auf maassgebende beziehen können, so gehe ich einstweilen auf diese letztgenannten schwierigeren Fälle nicht weiter ein. (Beispiele und Abbildungen siehe in Folgendem.)

c) Betrachten wir ferner die Vorgänge am fortwachsenden Ende der W u r z e l n; an

1) Nach Müller (Jahrb. f. wiss. Bot. V. p. 260 ff.) kann Fraxinus bei langsamem Wachsthum mehrere, bei raschem eine Scheitelzelle des Stammes zeigen; ich fand bei Keimpflanzen von Triticum vulgare zuweilen eine bestimmt erkennbare Scheitelzelle.

denen der Gefässkryptogamen ist immer eine Scheitelzelle zu erkennen, deren Theilungen einerseits die Segmente zum Aufbau der Wurzel, anderseits die einzelnen Kappen liefern, aus denen die Haube besteht; an den Wurzeln der Phanerogamen muss man sich begnügen, die einzelnen Gewebeschichten, statt einzelner Zellen, in ihrem Verhalten zum Aufbau des Ganzen zu erkennen; so weit diess aber möglich ist, zeigt sich, dass im Wesentlichen dieselben Vorgänge stattfinden, wie bei den Gefässkryptogamen. Es wird daher, um klare, grundlegende Vorstellungen zu gewinnen, hinreichen, auch hier die Vorgänge bei den Gefässkryptogamen etwas näher zu betrachten. Ich halte mich dabei an die kürzlich von Nägeli und Leitgeb gemachten Untersuchungen, deren vorläufige Darstellung sich in Nägeli's »Botanischen Mittheilungen« findet [1]. Die Scheitelzelle der Wurzeln von Farnen, Equiseten, Rhizocarpeen besitzt hiernach dreiseitig pyramidale Form (die Spitze natürlich rückwärts, dem Wurzelkörper zugekehrt), und theilt sich durch ihre Seitenflächen parallele Wände, ähnlich wie die Stammscheitelzelle der Moose und Gefässkryptogamen; dadurch entstehen die Segmente, durch welche sich der Wurzelkörper verlängert; ausserdem werden durch zur Wurzelaxe rechtwinkelig gestellte Wände an der Vorderseite der Scheitelzelle kappenförmige Stücke abgeschnitten, die den Zuwachs der Wurzelhaube bewirken. Bei den Equiseten, Polypodiaceen und Marsilia ist die Scheitelzelle im Querschnitt dreieckig und gleichseitig; die Segmente werden einer Schraubenlinie folgend erzeugt, nach je drei Segmenten folgt gewöhnlich die Bildung einer Kappe, zuweilen aber schon nach dem zweiten Segment. Bei den Lycopodiaceen ist die Beobachtung sehr schwierig, es ist aber gewiss, dass die Scheitelzelle im Querschnitt keine dreieckige Form hat; sie ist zweiseitig und bei Lycopodium vielleicht auch vierseitig. — Bei den zuerst genannten Pflanzengruppen ist die Bildung der Wurzelhaube folgende: von der Fläche betrachtet, sieht man, dass die ziemlich rundliche primäre Kappenzelle zuerst durch kreuzweise gestellte Wände in vier Quadranten zerfällt, dann wird die Art der Zelltheilung mit jeder folgenden Generation weniger constant. Gewöhnlich zerfällt jeder Quadrant in drei Zellen, eine die innere Ecke einnehmende und zwei äussere; demnach besteht dann die Kappe aus vier kreuzweise gestellten inneren Zellen, die dann von acht äusseren umgeben sind. Jene vier theilen sich zuweilen nicht weiter, gewöhnlich aber erfolgt noch weitere Theilung in allen zwölf Zellen. In den auf einander folgenden Kappen alternirt die Kreuztheilung derselben, das erste Kreuz hat die gleiche Lage wie das dritte und ist gegen das zweite um 45^0 gedreht. Auf Längsschnitten (vergl. unsere Figg. 101 und 102) zeigt sich, dass die hinter einander liegenden Kappen in ihrer Mitte am stärksten in Richtung der Wurzelaxe fortwachsen, dabei kommt es vor, dass jede Kappe zweischichtig wird (wie unsere Fig. 102 deutlich zeigt). Bei den Lycopodiaceen ist die Entwickelung der Wurzelhaube noch nicht hinreichend bekannt.

Die Entstehung des W u r z e l k ö r p e r s aus den Segmenten der dreiseitig pyramidalen Scheitelzelle bei den Equiseten, Polypodiaceen und Marsilia ist nach den genannten Autoren folgende: Die dreieckig tafelförmigen Segmente, von denen eines den dritten Theil des Querschnitts einnimmt, theilen sich zuerst durch eine radiale Längswand in zwei ungleiche Hälften; der Querschnitt der Wurzel zeigt nun sechs Zellen (Sextanten), von denen drei sich im Centrum berühren, während die drei anderen nicht ganz bis zum Mittelpunct reichen (also ähnlich wie im Stamm von Equisetum, Fig. 109 *E*). Jeder Sextant theilt sich dann durch eine mit der Oberfläche parallele Wand in eine innere und eine äussere Zelle. Die innere Zelle gehört dem Cambiumcylinder [2] (nach Nägeli's Nomenclatur) an, der also im Querschnitt aus sechs um den Mittelpunct liegenden Zellen entsteht; die sechs äusseren Zellen liefern die Rinde. —

§ 19. D i f f e r e n z i r u n g d e r G e w e b e s y s t e m e i n S t a m m, B l a t t u n d W u r z e l. In einiger Entfernung von der Scheitelzelle des Stammes, der

1) Nägeli: Sitzungsber. d. k. bayer. Akademie der Wiss. München 1866. 15. December.
2) »Procambium« nach meiner im vorigen Capitel eingeführten Nomenclatur.

neu angelegten Blätter und Wurzeln, beginnt im Urmeristem die Differenzirung der Gewebesysteme, d. h. es lassen sich schichtenförmige oder strangartige Zellencomplexe im jungen Theilungsgewebe unterscheiden, aus deren weiterer Umbildung die Epidermis, die Fibrovasalstränge und das Grundgewebe hervorgehen. Ist das fortwachsende Ende dünn, und sind die Zellen daselbst gross und nicht sehr zahlreich, so gelingt es in manchen Fällen den Ursprung eines ganzen Gewebesystems in bestimmte Beziehung zu den Theilungen der Segmente der Scheitelzelle zu setzen, und ergiebt sich dabei zuweilen, dass ein ganzer Fibrovasalstrang oder selbst eine Verschmelzung von solchen (Wurzeln, wurzelähnliche Stämme von Phanerogamen, Lycopodium) innerhalb des Urgewebes in eine oder einige Zellen endigt, deren Theilungen dann den Längenzuwachs des Stranges und die Herstellung einer bestimmten Zellenzahl im Querschnitt desselben bewirken; der Strang wächst in solchen Fällen an seinem Ende innerhalb des Urmeristems continuirlich fort. Wo die Fibrovasalstränge, wie bei den meisten Phanerogamen, als gemeinsame (als Blattspuren) auftreten, da beginnt die Differenzirung derselben an den Austrittstellen der Blätter und setzt sich von hier aus aufwärts in diese und abwärts in den Stamm hinein fort; es wird jedesmal ein neuer Strang nach Entstehung eines Blattes in dieser Weise angelegt; diese Blattspuren, wie sie J. Hanstein nennt, treten rückwärts nach mehr oder minder langem Verlauf im Stamme in seitliche Verbindung unter einander (zuweilen enden sie auch frei; Mohl in Vermischte Schriften, p. 184); sie bilden dann ein scheinbar verzweigtes System, welches aber nicht durch Verzweigung, sondern durch nachträgliche Verbindung selbständiger Stränge entsteht. Die netzartige Verbindung der Stränge in den meisten breiten Phanerogamenblättern entsteht durch Differenzirung entsprechender Zellenzüge im Urmeristem derselben. — Bei den Phanerogamen, wo die Kleinheit der Zellen des Urmeristems die Beobachtungen sehr erschwert, werden die ersten Andeutungen der Fibrovasalstränge im Stamm gewöhnlich innerhalb einer Zone des Querschnitts bemerklich, die sich durch die Anordnung und Theilungsweise ihrer Zellen von dem umgebenden jungen Grundgewebe unterscheidet, und die von Sanio als Verdickungsring bezeichnet wird; doch können dann auch noch innerhalb des jungen Markes oder der jungen Rinde vereinzelte Stränge sich herausbilden, indem gewisse Zellenzüge die entsprechenden Theilungen erfahren und die so entstandenen Zellencomplexe ein entsprechendes Wachsthum zeigen. Jener Verdickungsring kann nach Anlage der Stränge sich in Grundgewebe umwandeln oder fortfahren neue Stränge zu bilden. — Anfangs besteht die erste Anlage eines Stranges oder seines fortwachsenden Endes aus unter sich gleichartigen jungen Zellen, die dann in der Folge, wie sie sich gebildet haben, sich in Gefässe, Bastzellen u. s. w. umbilden. Betrachtet man daher ein Gefässbündel oder ein Bastbündel als ein Ganzes, so lässt sich von ihm sagen, es wachse innerhalb des Stranges am Ende fort; bei den gemeinsamen Strängen der Blätter und Stämme beginnt auch diese Ausbildung an der Austrittstelle der ersteren und setzt sich aufwärts ins Blatt und abwärts in den Stamm fort. So lange der ganze Strang (im Querschnitt) noch aus gleichartigen Zellen besteht, nennt ihn Nägeli Cambium, ich habe bereits im vorigen Kapitel den Namen Procambium vorgeschlagen, um den Namen Cambium für eine später auftretende Gewebeform zu reserviren, die wir hier nicht betrachten, da sie ausschliesslich den Gymnospermen und Dicotylen mit Dickenwachsthum zukommt.

— Ein Strang, der nur im Stamm oder in der Wurzel verläuft, kann also am hintern älteren Ende schon aus allen uns bekannten Zellformen des Phloëms und Xylems bestehen, während er näher der fortwachsenden Spitze aus Procambium, einigen Gefässen und einzelnen Bastelementen, am jüngsten Ende aber bloss aus Procambium besteht. Bei den gemeinsamen Strängen findet diess nach beiden Enden hin statt, weil hier der älteste Theil des Stranges in seiner Mitte liegt, von wo der eine Schenkel ins Blatt, der andere in den Stamm einbiegt.

Die Procambiumstränge sind unter Anderem dadurch ausgezeichnet, dass ihre Zellen keine Intercellularräume bilden, während das umgebende junge Grundgewebe, welches sich meist parenchymatisch ausbildet, seine Zellen an den Kanten schon frühzeitig auseinander weichen lässt und Luft in die Zwischenräume abscheidet. Bei sehr kleinzelligem Gewebe erleichtert dieser Umstand die Beobachtung.

Die erste Anlage der Epidermis macht sich dadurch geltend, dass ihre Zellen seitlich dicht zusammenschliessend durch Wände sich theilen, die senkrecht auf der Oberfläche stehen; nur selten erfolgt noch eine Theilung parallel derselben, wodurch die Epidermis zweischichtig wird; meist beginnt sie bald darauf Haare zu bilden, die Spaltöffnungen treten später auf. [1])

Im Allgemeinen macht sich die Differenzirung der Gewebesysteme in der Wurzel schon dicht hinter den Scheitelzellen bemerklich, im Stamme können die stammeigenen Stränge ebenfalls sehr nahe bis zur Scheitelzelle über das jüngste Blatt hinauf reichen, die gemeinsamen Stränge und die Epidermis differenziren sich erst nach der Anlage der jüngsten Blätter.

Die wichtigsten der hier in Betracht kommenden Verhältnisse sollen auch hier durch einige Beispiele erläutert werden.

a) Wurzeln. Die genauesten Untersuchungen über diese sind die bereits erwähnten von Nägeli und Leitgeb. Es wurde schon § 18 gesagt, dass bei Equisetum, den Polypodiaceen und Marsilia die Segmente der Scheitelzelle durch zweimalige Längstheilung 12 im Querschnitt neben einander liegende Zellen liefern, deren sechs um den Mittelpunct (die Wurzelaxe) gelagert sind, während sechs andere den Umfang einnehmen. Diese letzteren theilen sich bei dickeren Wurzeln nochmals, so dass sie eine Schicht von zwölf Zellen bilden. Jene sechs inneren Zellen bilden den axilen Fibrovasalstrang, die des Umfangs werden durch tangentiale, der Oberfläche parallele Wände in zwei mantelartig einander umhüllende Schichten zerlegt, deren äussere die Epidermis, die innere das Grundgewebe der Rinde liefert. Bei den Equiseten und Marsilia theilt sich die Epidermis nur noch durch auf der Oberfläche senkrechte Wände, bei einigen Farnen aber geht dem noch eine tangentiale Theilung voraus, wodurch die Epidermis (besser das Hautsystem) zweischichtig wird. Die einfache Zellenschicht zwischen Epidermis und axilem Strang zerfällt durch tangentiale Wände in zwei Schichten, aus der äusseren entwickelt sich die äussere, aus der inneren die innere Rinde; jene kann im fertigen Zustand aus einer bis fünf, diese aus einer bis acht concentrischen Zellschichten bestehen; es treten ausserdem radiale Längswände in ihnen auf; in der inneren Rinde entstehen häufig Intercellulargänge, die in der äusseren immer mangeln. Diese Luftgänge sind gleich den Zellen selber in radiale Reihen geordnet und vereinigen sich in den Wurzeln von Equisetum später durch Zerreissen der Zellen; bei

1) Die Herkunft der subepidermalen Faserstränge und des Collenchyms sind noch unbekannt, es ist ungewiss, ob sie mit der Epidermis gemeinsamen Ursprungs sind; das Korkgewebe kommt hier als spätere Bildung nicht in Betracht.

Marsilia erweitern sich die zwischen innerer und äusserer Rinde liegenden zu grossen Luftgängen, die sie trennenden Zellen verlängern sich radial und werden in zwei bis vier Zellen getheilt. Bei den Farnen besteht später die innere Rinde aus dickwandigen, langen, die äussere aus dünnwandigen, kurzen Zellen. Von den sechs Zellen des axilen Stranges berühren sich drei im Mittelpunct, diese theilen sich bei Equisetum durch eine tangentiale

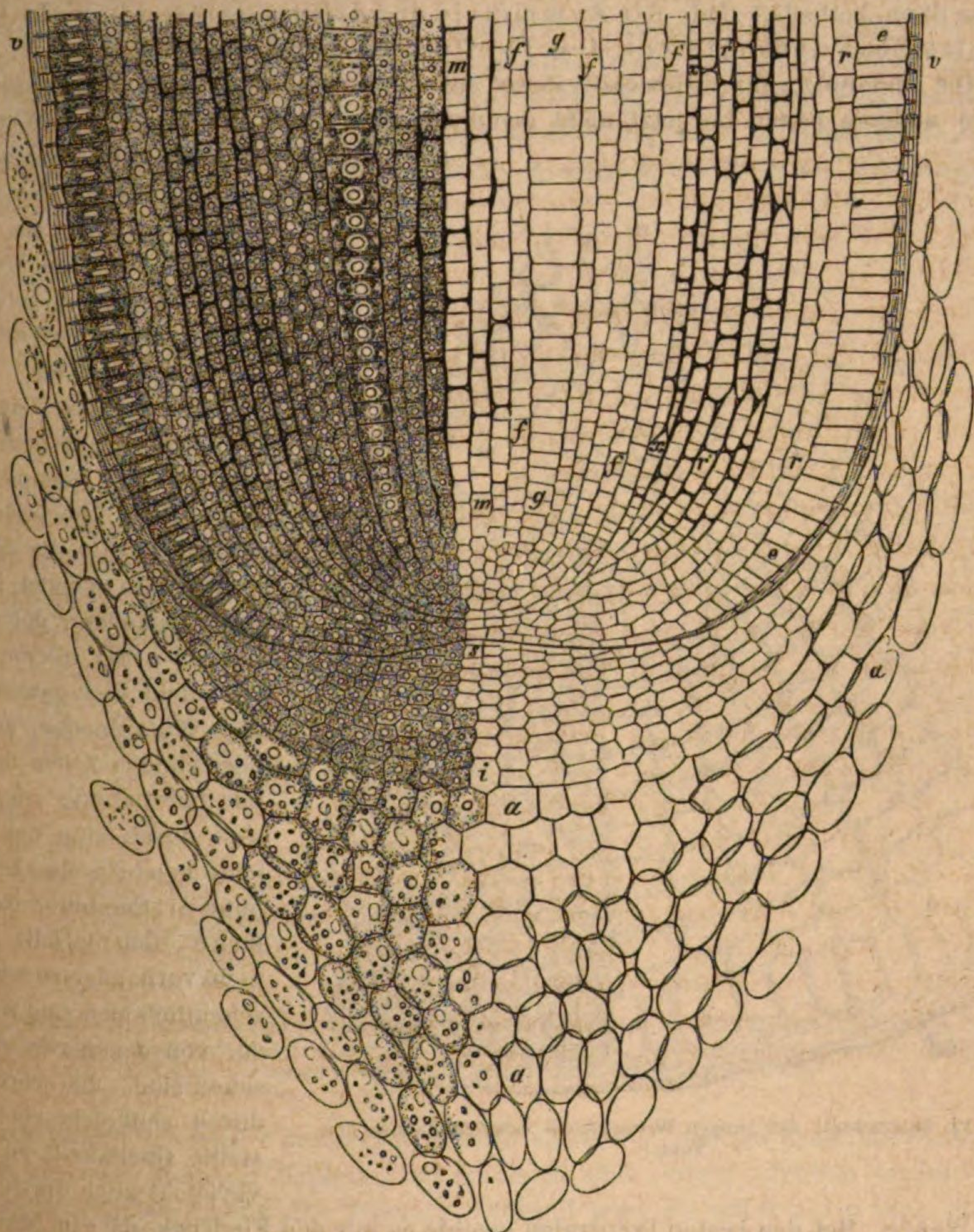


Fig. 111. Längsschnitt durch die Wurzelspitze von Zea Mais, nach 350 maliger Vergr. kleiner dargestellt. (Erklärung im Text); die linke Hälfte der Fig. mit Andeutung des Protoplasmas und der Zellkerne, die rechte zeigt nur die Zellwände.

Wand so, dass der Querschnitt des Stranges jetzt aus 9 Zellen, 3 inneren und 6 äusseren besteht; wenigstens eine der inneren bleibt ungetheilt und wird zum axilen weiten Gefäss, die 6 äusseren theilen sich wiederholt und liefern ein kleinzelliges Bildungsgewebe. Bei den Farnen und Marsilia theilen sich die 6 Zellen des Querschnitts des axilen Stranges in je 2, so dass ein innerer Strang umhüllt von einer Zellschicht erscheint; jener verhält sich ähnlich wie bei Equisetum, dieser bildet sich zu einem 1—3 schichtigen Mantel um, den Nägeli Pericambium nennt. Die Gefässbildung beginnt bei allen hier betrachteten Wurzeln am Umfang des Procambiums des axilen Stranges; an zwei oder drei Puncten, sie schreitet

zuerst in tangentialer dann in radialer Richtung (nach innen) fort; letzteres kann auch sofort eintreten und die Ausbildung kann mit je einem Gefäss sich begnügen; bei dickeren Wurzeln bilden sich erst später mehrere weite Gefässe im Centrum des Stranges. Gleichzeitig mit den Gefässen erscheinen zwischen den zwei bis drei Gruppen derselben, mit ihnen alternirend, dickwandige enge Zellen, das Phloëm darstellend. — Bezieht man alle diese Vorgänge auf die Segmente der Scheitelzelle, so zeigt sich, dass diese in verschiedener Weise daran betheiligt sind; die Symmetrie der differenzirten Gewebe ist nicht unmittelbar abhängig von den Theilungen der Scheitelzelle.

Die Ableitung ganzer Gewebesysteme aus bestimmten Zellen des Urmeristems ist in vielen anderen Fällen bis jetzt nicht gelungen, man muss sich zumal bei Wurzeln mit dickem Ende, einstweilen damit begnügen, die einzelnen Gewebesysteme so weit als möglich bis zum Scheitel zu verfolgen; meist gelingt diess bei den Monocotylen besser als bei den Dicotylen. Fig. 111 zeigt den axilen Längsschnitt durch eine aus dem Stammknoten einer Keimpflanze von Zea Mais hervorbrechende Wurzel; bei *s* der ein wenig eingesenkte Scheitel, *i* die jüngeren Schichten der Wurzelhaube, *a* die älteren; es ist mir nicht klar geworden, ob die Wurzelhaube aus einer oder einigen Zellen des Scheitels hervorgeht, oder ob sie sich durch eine den Scheitel bedeckende breitere Zellschicht (eine Art Cambium) regenerirt. Eine Scheitelzelle scheint nicht vorhanden zu sein, wahrscheinlich aber sind vier solche da, von denen zwei über *s* zu sehen sind. Sie scheinen sich durch senkrecht zur Axe gestellte Querwände zu theilen, vielleicht auch durch tangentiale Wände. Bei den besten Präparaten machte es mir den Eindruck, dass im Scheitel drei Etagen von Mutterzellen liegen, deren äusserste vielleicht nur zur Fortbildung der Epidermis *e e* dient, deren mittlere die Rinde *r r'* erzeugt, die weiter nach innen liegende den axilen Strang *f g m* bildet, während eine cambiumähnliche Schicht, welche die Scheitelfläche überzieht, die Kappen der Wurzelhaube erzeugt. Die jungen Epidermiszellen verdicken frühzeitig ihre äussere Wand, sie ist geschichtet und gallertartig[1] (*v*); die Rinde zeigt anfangs zwei Schichten, in der äusseren *r* schliessen die Zellen dicht zusammen, in der inneren *r'* entstehen frühzeitig luftführende Intercellularräume (in der Zeichnung durch dickere Linien angedeutet). Der axile Strang (*f g m*) besteht zunächst am Scheitel aus kleinzelligem Urmeristem, welches aber sehr bald sich differenzirt in eine äussere mehrzel-

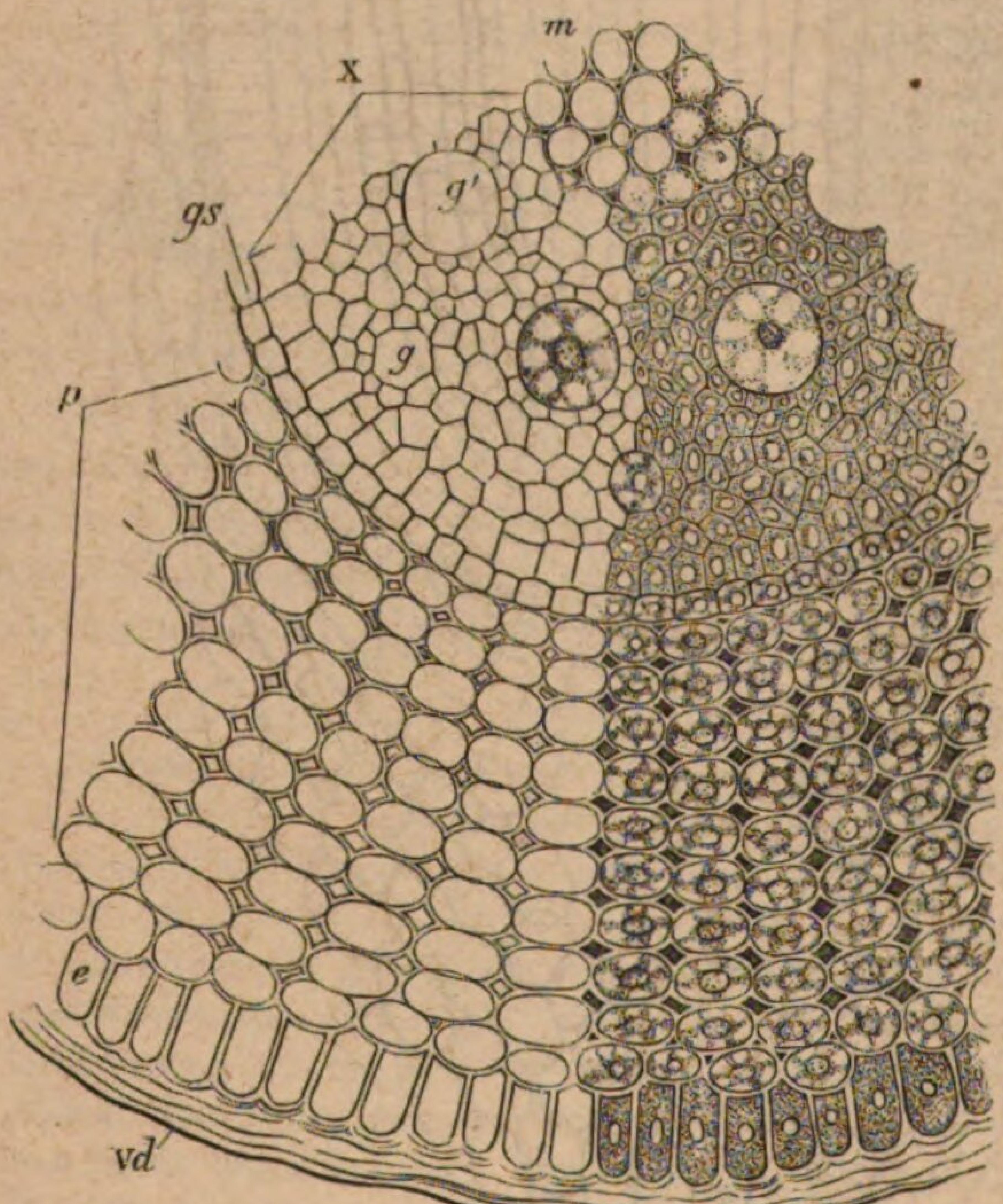


Fig. 112. Querschnitt des jungen Wurzeltheils von Zea Mais (s. den Text).

1) Ich fand sie bei allen von mir untersuchten Graswurzeln.

lige Schicht ($f\ g\ f$), deren Zellen dicht zusammenschliessen, und eine innere axile Masse mit luftführenden Intercellularräumen (m'), die ein parenchymatisches Mark darstellt[1]. Die mantelförmige Schicht $f\ g\ f$ kann als ein System verschmolzener Fibrovasalstränge betrachtet werden. Die noch im procambialen Zustand befindlichen Zellen sind wie man sieht nicht lang gestreckt, sondern polyedrisch, die Anlagen der grossen Gefässe $g\ g$, die sich bis tief in's Urmeristem verfolgen lassen, bestehen sogar aus niedrigen Scheiben, die sich aber später in sehr lange Cylinder umwandeln, während die sie umgebenden Zellen verholztes Prosenchym bilden. — Fig. 112 zeigt einen Theil des Querschnitts einer ähnlichen Wurzel ungefähr in der Höhe, wo der Längsschnitt Fig. 111 aufhört; *e* die junge Epidermis mit den verdickten Wänden *v d*; *p* das Rindenparenchym in radiale Reihen geordnet; *sg* die Gefässbündelscheide; *m* das Mark; *x* umfasst die Zone der verschmolzenen

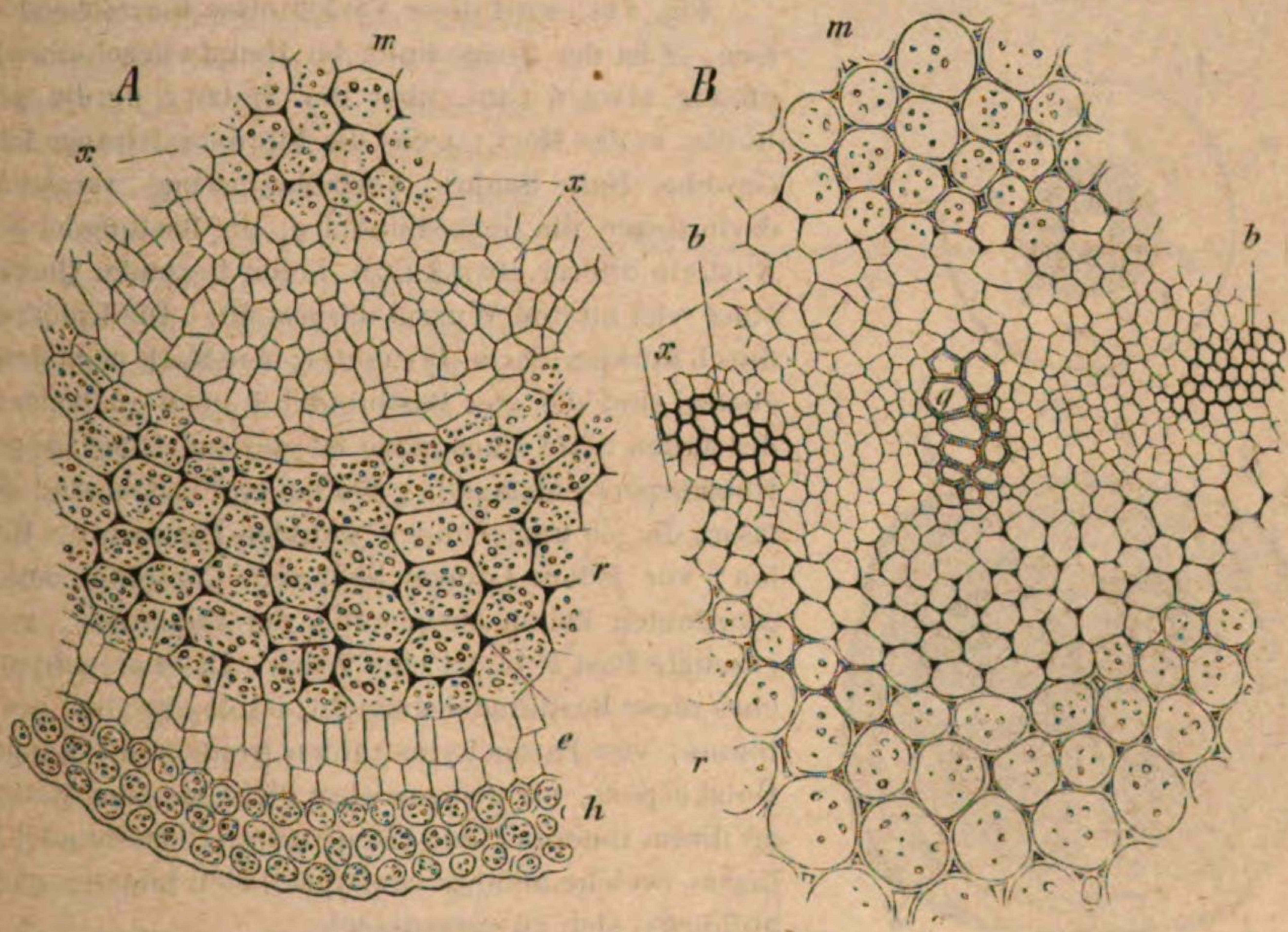


Fig. 113. Hauptwurzel der Keimpflanze von Phaseolus multiflorus; Querschnitt (350). *A* nahe dem Scheitel; *h* die Wurzelhaube, *e* Epidermis, *r* Rinde, *m* Mark, *x* Meristemmantel; *B* etwas höher über dem Scheitel; im Meristem *x* haben sich Gefässbündel *g* und Bastbündel *b* gebildet.

Fibrovasalstränge, in welcher die weiten inneren Gefässe g' und ein Kreis mit ihnen alternirender äusserer, kleinerer Gefässe g zu erkennen sind. Diese letzteren verholzen bald nach geschehener Streckung der Wurzel, während jene (g') selbst 5—6 Ctm. über der Wurzelspitze noch dünnwandig und mit Saft erfüllt sind; später verdicken sie sich und bilden gehöfte Tüpfel, deren Entstehung sehr leicht zu verfolgen ist. Noch später treten in den Zellen zwischen den äusseren Gefässen Längstheilungen ein, wodurch Cambiumstränge erzeugt werden.

Als letztes Beispiel betrachten wir die Differenzirung der Gewebe in der Spitze der Hauptwurzel von Phaseolus multiflorus Fig. 113. Aus dem Urmeristem des Scheitels differenzirt sich sehr bald die Epidermis *e*, die Rinde *r* und das Mark *m*, welches von einem Mantel engerer Zellen umschlossen wird (x), die keine Intercellularräume bil-

1) Nur bei dicken Hauptwurzeln von Phanerogamen findet sich dieses Markgewebe, den dünnen Haupt- und Seitenwurzeln fehlt es; bei ihnen bilden sich die primären Gefässstränge so, dass sie in der Wurzelaxe zusammenstossen, einen axilen Gefässstrang darstellend.

den. Anfangs ist dieses Gewebe ganz homogen (*A*). Etwas weiter von der Spitze entfernt zeigt der Querschnitt vier Gruppen von Gefässen (*B*, *g*), deren äussere enger und älter sind; in jeder Gruppe schreitet die Gefässbildung centripetal gegen das Mark hin fort. Unterdessen treten alternirend mit den Gefässgruppen vier Gruppen von Bastfasern (*b*) auf. Um diese Zeit nimmt das Procambium eine radial reihenförmige Anordnung an (*B*), und später treten auf der axilen Seite jedes Bastbündels im Procambium Längstheilungen ein, wodurch je ein Cambiumstrang gebildet wird. Diese vier Cambiumstränge etwa 4 — 5 Ctm. über der Wurzelspitze beginnend, erzeugen nun, in centrifugaler Richtung fortschreitend, Holzparenchym, Libriformfasern, Gefässe, auf der äusseren Seite echte Bastfasern in zerstreuten kleinen Gruppen. Auf diese Weise wird in der sich rübenartig verdickenden Wurzel ein im Querschnitt sternförmiger Holzkörper erzeugt, dessen Strahlen nach aussen sich immerfort verbreitern und dort durch eine Cambiumschicht fortwachsen.

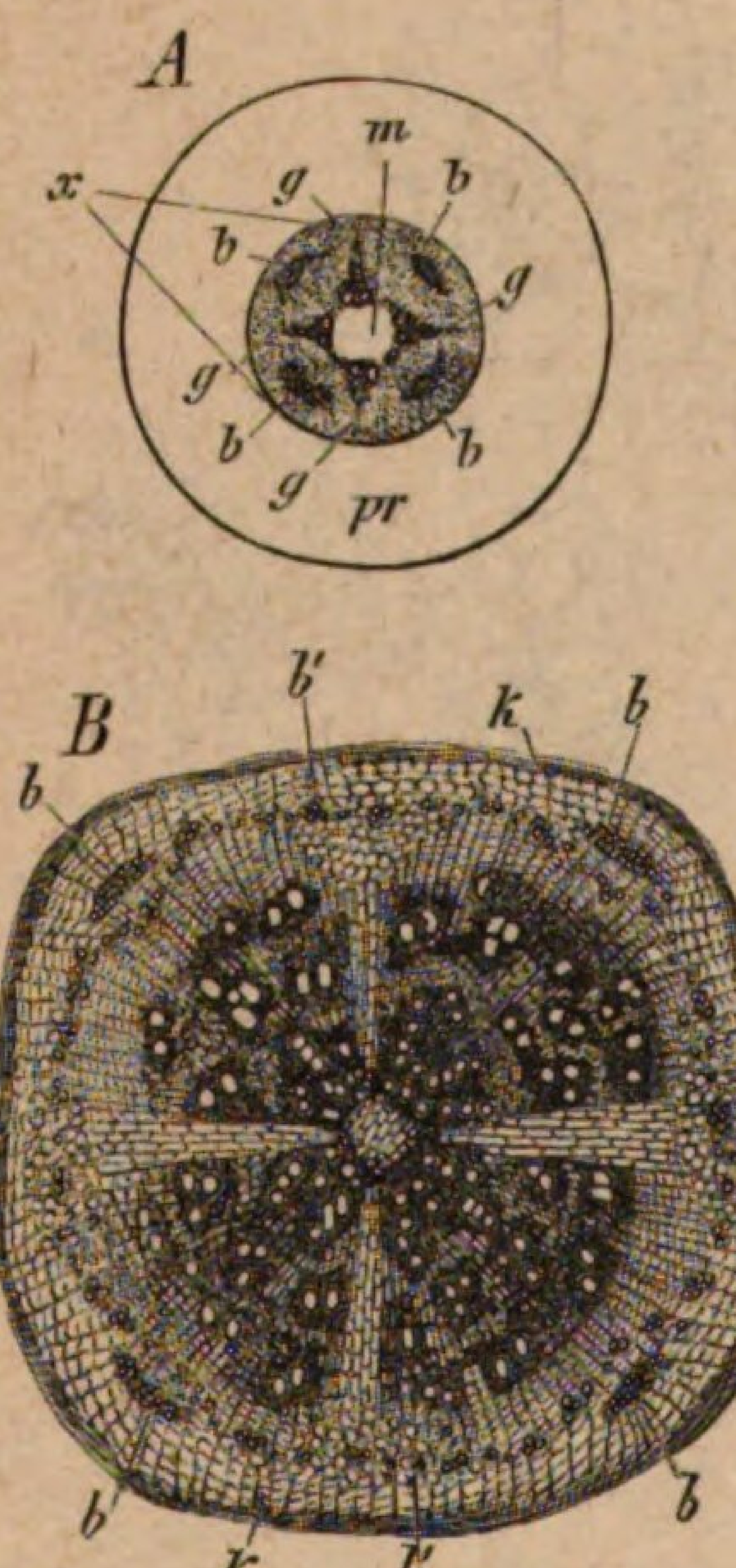


Fig. 114. Querschnitt durch die Hauptwurzel von Phaseolus multiflorus, schwach vergrössert (s. den Text).

Fig. 114. wird diese Verhältnisse hinreichend erläutern. *A* ist der Querschnitt der Hauptwurzel einer Keimpflanze etwa 6 Ctm. über der Spitze; *pr* die primäre Rinde, *m* das Mark; *x* das die Fibrovasalstränge bildende Gewebe (mit Sanio's Verdickungsring vergleichbar); darin liegen die Gefässbündel *g*, die Bastbündel *b*. — In *B* ist ein älterer etwa 2 Ctm. höher liegender Querschnitt einer viel älteren Wurzel dargestellt. Die Epidermis ist durch Korkperiderm (*k*) ersetzt; das Mark noch deutlich; ebenso sind die vier Bastbündel *b* noch vorhanden, auf der axilen Seite eines jeden ist der mächtige Lappen des Holzkörpers entstanden; die hellen Flecken sind die Gefässe, die sie umgebenden dunklen Partieen die Holzzellen; vor jedem Lappen liegt sein Cambium, aus radial geordneten Zellen bestehend, der secundäre, von ihm erzeugte Bast *b'* bildet eine Zone. Das Parenchym, welches diese Bastbündel umgiebt, ist das Product des Cambiums; vier Parenchymstrahlen trennen die Lappen des Holzkörpers, sie dringen aber nicht bis zum Mark, weil an ihrem inneren Ende die primären Gefässbündel (*g* in *A*) liegen, welche anfangs centripetal sich bildeten und dann aufhörten sich zu vergrössern.

b) Unter den phanerogamen, submersen Wasserpflanzen findet sich eine Anzahl, deren S t a m m bezüglich seiner Gewebebildung eine gewisse Aehnlichkeit mit den Wurzeln darbietet. Ein axiler Strang, den Sanio mit Recht als ein System verschmolzener Fibrovasalstränge betrachtet, durchzieht den Stamm und setzt sich in das Urmeristem fort, wo er durch Differenzirung desselben sich verlängert; bei Hippuris und Elodea canadensis ist es eine e i n z i g e (Mutter-) Zelle, welche innerhalb des Urmeristems im Stammende durch ihre Theilungen die Zellen jenes Stranges erzeugt[1]). Längsschnitte durch das Stammende zeigen, dass der axile Strang nach der Spitze hin sich verdünnt und endlich als spitzer Kegel in einer Zelle endigt; er ist hier bei Hippuris von sechs Zellschichten umhüllt, deren beide äussere stellenweise nach aussen wachsend, die Blätter bilden; die äusserste liefert die Epidermis, die vier inneren Schichten, in denen bald Intercellularräume auftreten, die Rinde. Die zweite Zellschicht des Stammes liefert innerhalb des sich bildenden Blattes dessen inneres Grundgewebe und die Fibrovasalstränge, die sich bis zum axilen stammeigenen Strange fortsetzen, wo ihre Gefässe, später mit denen der Letzteren zusammentreffen.

1) Sanio in Bot. Zeit. 1865. p. 184 ff.

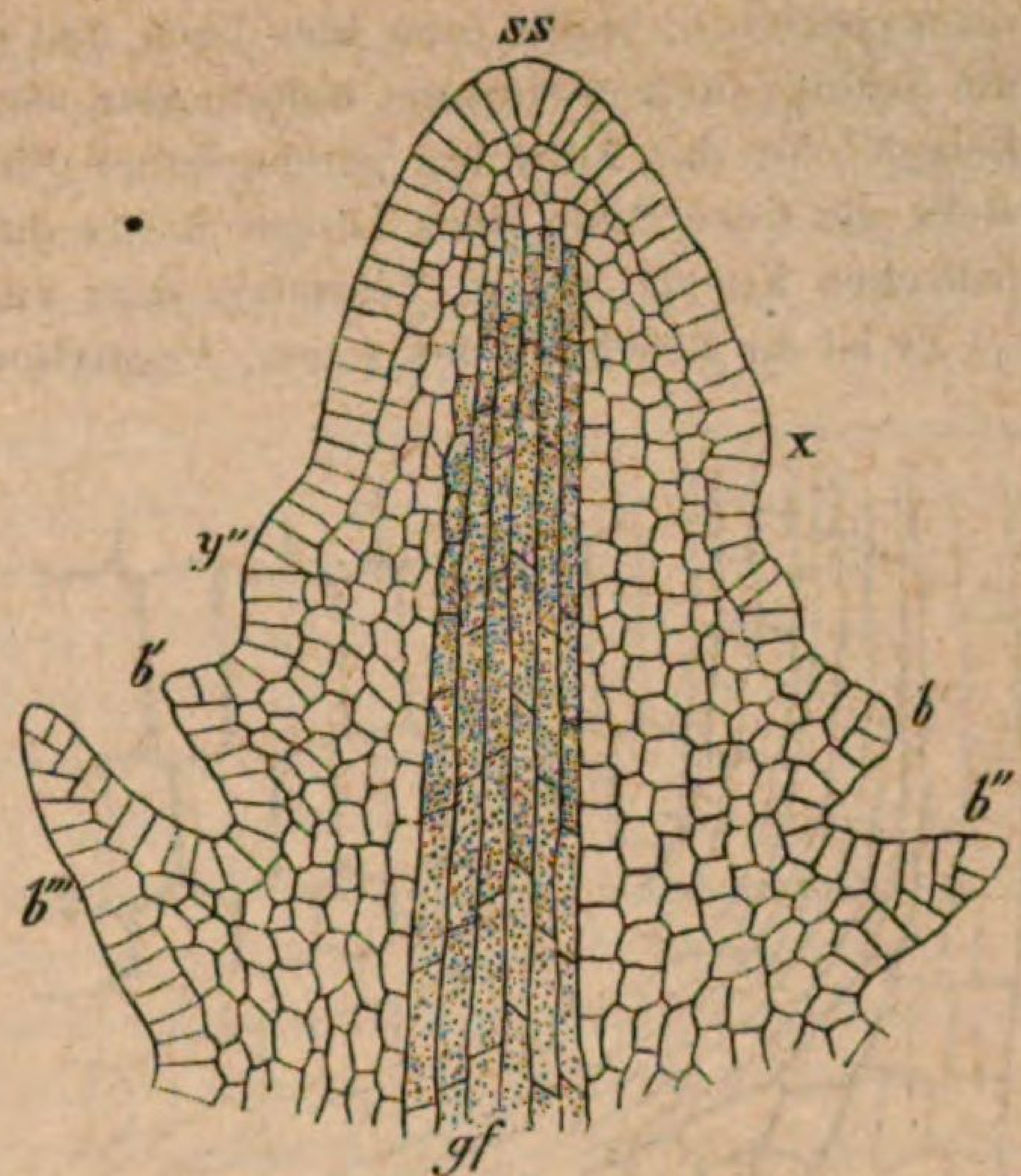


Fig. 115. Längsschnitt des Stammendes von Selaginella inaequalifolia (550).

An dieses Verhalten schliesst sich das des Stammendes der Lycopodiaceen, z. B. von Selaginella inaequalifolia (Fig. 115) an. Die Segmente der Scheitelzelle (*SS*) theilen sich so, dass eine äussere, den Gipfel umhüllende Schicht radial gestellter Zellen, und ein inneres isodiametrisches Gewebe zu Stande kommt, welches dicht unter der Spitze sich differenzirt in einen axilen Strang gestreckter prosenchymatischer Zellen *gf* (das Procambium des axilen Stranges) und ein kurzzelliges Gewebe. Jene äussere Schicht giebt den Blättern ihren Ursprung (x, y'', b, b', b'', b'''), die sich in ihrer Zellenvermehrung ähnlich wie die Stammspitze verhalten, eine äussere und eine innere Schicht bilden; letztere differenzirt sich später in Grundgewebe und Procambiumstränge, die sich durch das Grundgewebe des Stammes einwärts bis zu dessen axilem Cylinder hinziehen; in ihnen entstehen bald enge Schraubengefässe, welche an die des axilen Stammstranges sich anlegen.

Der bei weitem häufigste Fall ist aber bei den Stämmen der, dass im Urmeristem mehrere Stränge auftreten, die von den Ansatzstellen der Blätter aus sich aufwärts in diese und abwärts in die Internodien hinein fortbilden, also gemeinsame Stränge sind. Die vorliegenden Beobachtungen hierüber aber lassen noch manchem Zweifel Raum. Einerseits nämlich lässt sich in vielen Fällen der morphologische Ort des jüngsten Blattes (bevor es als Protuberanz hervortritt) nicht bestimmen, andererseits ist die Verfolgung der procambialen Endigungen der Stränge im Urmeristem, zumal bei den meisten Phanerogamen, mit enormen Schwierigkeiten verbunden. Nägeli (Beiträge zur wiss. Bot. I, p. 34) nimmt daher den Verlauf der ersten sichtbaren Spiralgefässzüge zum Kriterium dafür, ob man es mit stammeigenen oder mit gemeinsamen Strängen zu thun habe; dass diese Methode aber nicht immer stichhaltig ist, zeigt das Verhalten im Stamm von Lycop. Cha-

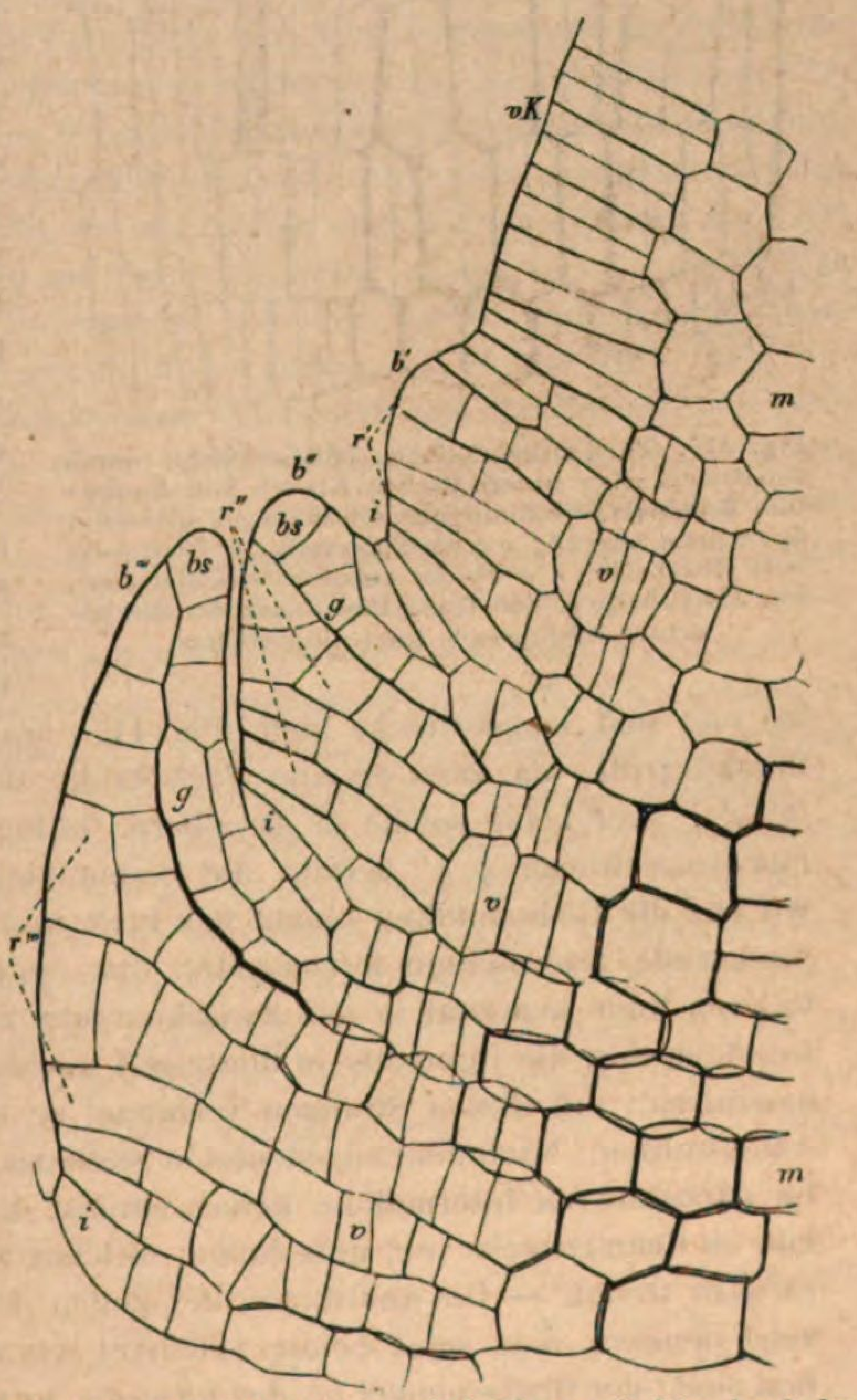


Fig. 116. Linke Hälfte eines radialen Längsschnittes durch das Stammende einer unterirdischen Knospe von Equisetum Telmateja (im Sept. 1866). Die dicken Striche bedeuten luftführende Intercellulargänge.

maecyparissus; wollte man hier nach den ersten Spiralgefässen urtheilen, so müsste man die Stränge für gemeinsame halten, was sie bestimmt nicht sind. — Ein hinreichend klares Beispiel für das Auftreten gemeinsamer Stränge findet man bei den Equiseten; Fig. 116 stellt die linke Seite eines Längsschnitts durch das blattbildende Stammende einer unterirdischen Knospe von E. Telmateja dar; zur Orientirung vergleiche man damit Fig. 109 *A*. — *vk* ist die Böschung des sogen. Vegetationskegels, *b'*, *b''*, *b'''* die radial durchschnittenen Blattwülste; *m* das Mark, dessen Entstehung bereits bei Fig. 109 angedeutet wurde. Das blattbildende Gewebe des Stammumfanges wird an seiner inneren, dem Marke zugekehrten Seite durch tangentiale und radiale Längswände (*vv*) getheilt und wächst dabei so, dass der Stammumfang sich erweitert; dieses Folgemeristem kann also in demselben Sinne, wie es Sanio bei den Phanerogamen thut, als Verdickungsring bezeichnet werden, obwohl von ihm keineswegs allein das Dickenwachsthum abhängt; denn Fig. 117 zeigt, dass später auch die äusseren Schichten der Blattwülste (*r'''* in 116, *r'* in 117) in radialer Richtung wachsen und durch tangentiale Wände sich theilen; es wird durch letzteren Vorgang einerseits das Grundgewebe der Rinde (zwischen *g* und *r* in 117) andererseits das Hautsystem angelegt, indem sich nicht bloss die Epidermis, sondern auch die subepidermalen Faserstränge aus den Zellen *e' e'* und *r'*, *r'* bilden. — Auf dem radialen Durchschnitt der Blattwülste erkennt man sehr frühzeitig (116, *b'' g*) eine unmittelbar aus den Segmenten der Scheitelzelle hervorgehende Schicht (*g*), deren spätere Längstheilungen zur Bildung eines in das Blatt hinaufwachsenden Stranges führen, dessen Zellen eng und langgestreckt sind (Fig. 117, *gg*); wo der radiale Längsschnitt ein solches Bündel trifft, da zeigt er eine Fortsetzung desselben in das nächst untere Internodium (*g' g'*), aber keine solche in das obere. In Fig. 117 haben sich in diesem gemeinsamen Fibrovasalstrange *g g'* bereits die ersten ringförmig verdickten Gefässe gebildet, von wo aus die Gefässbildung hinauf in's Blatt und hinab in das (intercalar an der Basis fortwachsende) Internodium fortschreitet. Der gemeinsame Fibrovasalstrang trifft mit seinem unteren Ende jedesmal in den Zwischenraum zweier Fibrovasalstränge des nächst unteren Internodiums, die ihrerseits in Blattzipfel ausbiegen (die Zipfel der consecutiven Blattquirle arterniren); mit diesen Strängen verbindet er sich durch zwei zu ihnen hinübergehende Anastomosen. Nach dem angedeuteten Stellungsgesetz finden wir auf unserem Längsschnitt im nächstoberen Internodium keinen Strang, das Gewebe des Verdickungsringes hat sich hier in Grundgewebe (*r r*) umgebildet, welches zwei mit unserem Strange *gg'* alternirende Stränge trennt. — Die Anordnung der Zellen des gemeinsamen Fibrovasalstranges 117 *gg'* zeigt deutlich, dass seine beiden Schenkel wie zwei einander fremde Stücke zusammengefügt sind; der Blattschenkel (*g*) des Stranges setzt sich unter schiefem Winkel an die Zellen des Stammschenkels (*g'*) an; später verwischt sich dies vollständig, es sieht aus als ob der Strang *gg'* ein continuirliches Ganze wäre, was er thatsächlich seiner Entstehung nach nicht

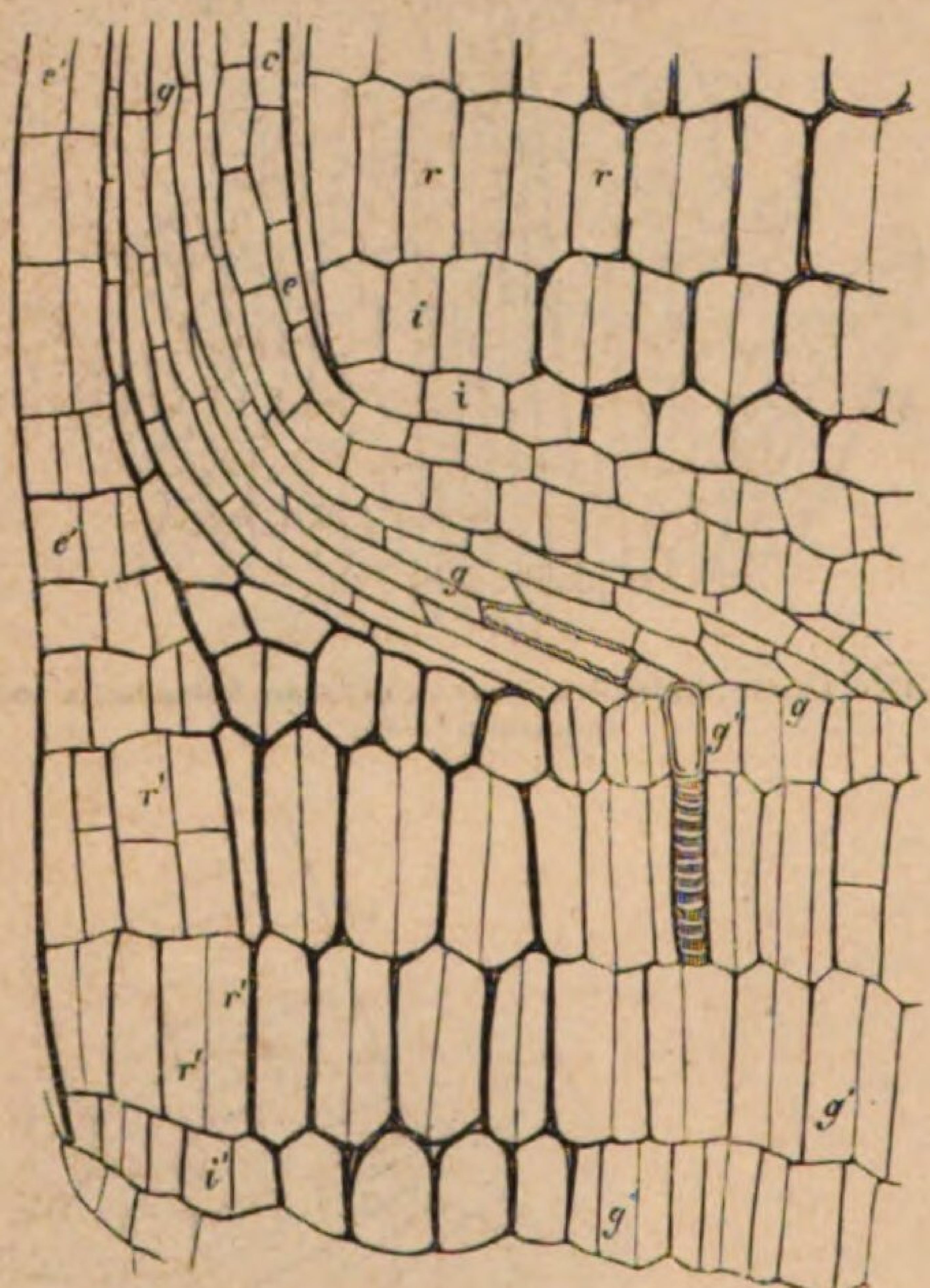


Fig. 117. Theil eines radialen Längsschnittes durch den Stamm einer unterirdischen Knospe von Equisetum Telmateja, die Einfügung eines jungen Blattes in den Stamm zeigend; *c c* die Epidermis der Blattoberseite (Innenseite) *e' e'* die der Aussenseite (Unterseite). Für das Uebrige s. den Text. Die dicken Striche bedeuten luftführende Intercellularräume.

ist. — Zur Vergleichung mit den Vorgängen im Stammende der gewöhnlichen Phanerogamen bemerke ich noch, dass das Folgemeristem *vv* in Fig. 116, welches im jungen Stammtheil einen das Mark umhüllenden Mantel bildet, und welches ich mit Sanio als Verdickungsring bezeichne, die absteigenden Schenkel der Fibrovasalstränge erzeugt, nach Entstehung derselben aber zwischen diesen sich in parenchymatisches Grundgewebe umwandelt; beides geschieht in den consecutiven Internodien alternirend; nach der von Sanio für die Phanerogamen gewählten Nomenclatur sind diejenigen Längsstreifen des Verdickungsringes, welche zwischen den Fibrovasalsträngen übrig bleiben und sich in Parenchym (Grundgewebe) umwandeln, als »Zwischengewebe« zu bezeichnen. Bei den Phanerogamen ist das spätere Verhalten des Verdickungsringes ein mannigfach verschiedenes, nur das ist allgemein, dass in ihm die absteigenden Schenkel der gemeinsamen Fibrovasalstränge entstehen; das Zwischengewebe kann sich in der verschiedensten Weise als Parenchym (Markstrahlen) oder als Prosenchym (Ranunculus acris) ausbilden. Der Verdickungsring kann nach der Anlage der ersten Stränge verschwinden, oder wie bei Dracaena und Verwandten fortfahren, neue Fibrovasalstränge zu erzeugen, die dann immer stammeigene sind und schichtenweise ausserhalb der ersten abgelagert werden; er kann aber auch für immer verschwinden, indem nach Anlage der ersten Fibrovasalstränge in ihm das Zwischengewebe sich in Parenchym (Markstrahlen) umwandelt, ohne dass damit ein weiteres Dickenwachsthum ausgeschlossen wäre; denn wie wir schon im vorigen Kapitel bei Ricinus sahen, kann in den im Kreis gestellten (offenen) Fibrovasalsträngen eine Cambiumschicht als fortbildendes Gewebe übrig bleiben, und indem das Parenchym des Zwischengewebes durch tangentiale Theilungen sich in ein ähnliches Theilungsgewebe umwandelt, wird das Cambium der Stränge zwischen diesen überbrückt und so ein geschlossener Cambiumring oder Cambiummantel [1]) erzeugt, der nun auch zwischen den Fibrovasalsträngen Xylem und Phloëm bildet, so dass ein geschlossener Holzring entsteht, der als solcher aber nur dem Stamm angehört, in die Blätter setzen sich nur die ersten im Verdickungsring entstandenen Stränge fort. Diese Darlegung dürfte hinreichen, den Unterschied zwischen Verdickungsring und Cambiumring verständlich zu machen, zumal mit Hülfe der Figuren 84, 90, 91, 92. — Der Verdickungsring ist eine Schicht von Theilungsgewebe, welche sich aus dem Urmeristem unter den jüngsten Blättern differenzirt und die ersten Stränge bildet, der Cambiumring entsteht nach der Bildung offener Stränge zur Ergänzung des in diesen liegenden Cambiums, ist also eine spätere Bildung; der Verdickungsring ist nach Sanio allen Phanerogamen gemeinsam, der Cambiumring ist nur den Coniferen und Dicotylen mit offenen Fibrovasalsträngen eigen. Uebrigens können in besonderen Fällen auch innerhalb des vom Verdickungsring umschlossenen Urmeristems (dem Mark) Fibrovasalstränge im Stamm entstehen (so bei Nyctagineen und Piperaceen), oder es bilden sich nachträglich ausserhalb in dem Urmeristem der Rinde noch (stammeigene) Stränge aus. Diese und die merkwürdigen Eigenthümlichkeiten der Menispermeen und Sapindaceen werden wir im II. Buch bei der Charakteristik der Dicotylen noch besprechen. — Nach dem Allen kann bei der ersten Differenzirung der Gewebe im Stammende nicht von Cambium (im älteren hier beibehaltenen Sinne), sondern nur von einem Verdickungsring (Sanio's) die Rede sein, der an sich weiter nichts ist, als eine Schicht von Folgemeristem, die zwischen der primären Rinde und dem primären Mark übrig bleibt; offenbar ist der axile Cylinder, der sich in den Wurzeln und im Stamm von Hippuris und Elodea aussondert und die Gefäss- und Bastbündel erzeugt (zuweilen auch in seinem inne-

1) Bei den Coniferen und Dicotylen ist es der Cambiumring, welcher den dauernden Dickenzuwachs der Stämme und Wurzeln bewirkt; dass Sanio jenes Folgemeristem, in dem die Fibrovasalstränge (zunächst als Procambium) sich ursprünglich bilden, »Verdickungsring« nennt, ist jedenfalls kein glücklicher Griff in der Namengebung; nur die Besorgniss, noch weiteres Unheil in der Nomenclatur anzurichten, hält mich ab, den Sanio'schen Verdickungsring umzutaufen.

ren Mark bildet, Zea, Phaseolus[1]), ein Analogon dieses Verdickungsringes; es läuft also darauf hinaus, dass bei der Differenzirung der Gewebe sich ein axiler, solider Cylinder oder ein Hohlcylinder von Theilungsgewebe aussondert, in welchem die, oder wenigstens die ersten Fibrovasalstränge entstehen; im Stamm sind es immer die Blattspuren, d. h. die absteigenden Schenkel der gemeinsamen Stränge, welche sich in diesem Verdickungsring bilden. Das erste Auftreten der Letzteren wurde von Sanio in einer Reihe sehr ausführlicher und sorgfältiger Untersuchungen[2]) an Stammknospen verfolgt; er fasst seine Ansicht darüber (Bot. Zeitg. 1865, p. 169) folgendermassen zusammen: »Nach meiner Lehre besteht die Vegetationsspitze der gewöhnlichen Stengel (der Phanerogamen) aus zwei Gewebslagen, einer centralen, aus der sich das Mark entwickelt, und einer peripherischen, welche einerseits Rinde und Gefässbündelsystem, andrerseits, indem sie sich seitlich durch Zellwucherung ausbreitet, die Anlagen der Blätter bildet. Diese beiden Zelllagen sind in manchen Fällen z. B. bei Ephedra durch die Grösse und Form der Zellen von einander deutlich unterschieden. Die Art und Weise, wie sich aus der peripherischen Zelllage die Rinde und der Bündelring bildet, ist nun nach den Pflanzen sehr verschieden. Die Theilungen, welche den Verdickungsring anlegen, erfolgen aber stets an den Stellen, welche den Blättern des betreffenden Internodiums entsprechen, zuerst und schliessen entweder schnell, oder wie bei Evonymus, allmählich zu einem geschlossenen Ring zusammen. In der Regel unterscheidet sich das Gewebe des Verdickungsringes schon früh durch die Engheit seiner Zellen von denen der Rinde; in seltenen Fällen, so bei Chavica Roxburghii ist dagegen das Gewebe des Verdickungsringes zur Zeit, wenn (in ihm) die ersten (Pro-)Cambiumbündel angelegt werden, weitzellig«. —

§ 20. **Verschiedener Ursprung seitlicher Gebilde.** Die verschiedenen Glieder eines Pflanzenkörpers entspringen eines aus dem anderen; das Erzeugte kann dem Erzeugenden gleichartig oder ungleichartig sein; im ersten Fall pflegt man die Entstehung neuer Glieder als Verzweigung, im anderen als Neubildung zu bezeichnen; die Wurzel verzweigt sich, indem sie neue Wurzeln, der Stamm, indem er neue blättertragende Axen, das Thallom, indem es neue seitliche Thallombildungen erzeugt; nach demselben Schema ist es auch als Verzweigung zu bezeichnen, wenn das Blatt neue seitliche Blattgebilde hervorbringt. Dagegen producirt der Stamm auch Blätter und Wurzeln, Blätter erzeugen zuweilen blattbildende Axen und Wurzeln, und blättertragende Sprosse können aus Wurzeln, selbst aus Thallomen (Moose) entstehen. Da nun die morphologisch ungleichartigen Glieder, Stamm, Blatt, Wurzel keineswegs absolut, sondern nur gradweise verschieden sind, so ist auch der Unterschied von Verzweigung und Neubildung ein mehr äusserlicher; man könnte zum Zweck allgemeiner Betrachtungen die Entstehung jedes neuen Gliedes als Verzweigung bezeichnen, und dann hätte man zwischen gleichartiger und ungleichartiger Verzweigung zu unterscheiden, je nachdem das Erzeugte dem Erzeugenden gleichartig oder ungleichartig ist.

Der Ursprung neuer Glieder, mögen sie dem erzeugenden gleichartig oder ungleichartig sein, ist entweder *exogen* oder *endogen*, jenes, wenn sie durch seitliches Auswachsen einer oberflächlichen Zelle oder eines auch die äusseren Gewebeschichten umfassenden Zellencomplexes angelegt werden; dieses, wenn im Inneren des Gewebes liegende Zellen die Bildung des neuen Gliedes vermitteln. Exogene Bildungen sind ausnahmslos die Blätter (bezüglich der sie er-

1) Fig. 112, 113, 114, *x*.

2) Sanio in Botan. Zeitg. 1863, p. 357 ff.; — 1864, p. 193 ff. — 1865, p. 165 ff.

zeugenden Axe), endogene sind immer die Wurzeln; die blattbildenden Sprosse sind gewöhnlich exogen; sie können aber auch endogen sein (Equiseten).

Die Glieder können an dem sie erzeugenden Gebilde einmal oder wiederholt gebildet werden; jenes ist sehr selten der Fall, die Wiederholung aber ganz allgemein, weil jedes Glied eine Hauptaxe seines Wachsthums besitzt, längs welcher die Bedingungen zu gleichartigen seitlichen Bildungen sich wiederholen.

Die wiederholte Bildung unter sich gleichartiger Glieder, sie mag als gleichartige oder ungleichartige Verzweigung auftreten, ist gewöhnlich acropetal, d. h. die jüngsten Glieder der Reihe entstehen unmittelbar hinter dem fortwachsenden Gipfel des erzeugenden Gliedes, jedes ältere liegt weiter rückwärts, so dass die Reihenfolge der Glieder von hinten nach vorn oder von unten nach oben zugleich die Reihenfolge ihrer Entstehung darstellt: in diesem Sinne sind die sämmtlichen Blätter eines Sprosses acropetal [1]), ebenso die blattbildenden Axelsprosse der Phanerogamen; die Wurzeln der höheren Kryptogamen entstehen in der Mutterwurzel immer acropetal, im Stamm gewöhnlich so (Farne, Rhizocarpeen); auch bei den Phanerogamen ist die Wurzelbildung meist acropetal, sowohl wenn sie aus Wurzeln wie aus Stämmen entspringen. Die acropetal entstandenen seitlichen Glieder haben unter sich und bezüglich der sie erzeugenden Glieder bestimmte Stellungen, die wir später noch näher betrachten werden; die acropetalen Bildungen entstehen gewöhnlich dicht hinter dem fortwachsenden Scheitel des sie erzeugenden Gliedes, also aus dem Urmeristem desselben.

Alle nicht acropetalen seitlichen Gebilde können als adventive bezeichnet werden, wenn sie keine bestimmte Reihenfolge haben; ihre Entstehung wird häufig von äusserlichen Ursachen bedingt, sie können an älteren, aus differenzirtem Gewebe bestehenden Theilen auftreten; sie sind, wenn auch für die Oekonomie der Pflanze oft ungemein wichtig, doch für die Architektonik als überzählig zu betrachten. Am häufigsten treten Wurzeln bei Phanerogamen sowohl in Wurzeln als im Stamm und in Blättern adventiv auf, nicht selten sind auch adventive Laubsprosse; bei Strauchflechten sind adventive Thalluszweige häufig. Adventive Blätter giebt es nicht.

a) Die grösste Verschiedenheit bezüglich des Orts ihrer Entstehung zeigen die blattbildenden Sprosse. Bei den Laubmoosen entstehen sie zuerst aus einem einfachen, algenähnlichen Thallom, dem Protonema, welches aus verzweigten Zellreihen besteht; seitliche Ausstülpungen unterer Gliederzellen desselben (wie es scheint, niemals der Endzelle eines Fadens) werden durch eine Querwand abgeschlossen, und sofort oder nach nochmaliger Quertheilung constituirt sich die Endzelle des so gebildeten Astes zur Gipfelzelle des neuen Blattsprosses, indem in ihr schiefe, nach drei Seiten hin geneigte Wände auftreten, und aus den Segmenten, nach dem Fig. 99 gegebenen Schema, Blätter entstehen (Fig. 118), welche die Scheitelzelle sofort überwölben und eine Knospe darstellen. Zuweilen, wie bei Tetraphis, bildet sich an dem Protonema erst ein flächenförmiges, vielzelliges, blattähnliches Thallom, an dessen Basis eine Zelle sich zur Scheitelzelle des Laubsprosses umgestaltet. — An den Laubsprossen selbst entstehen bei den Sumpfmoosen und vielen Laubmoosen Seitensprosse neben den Blättern; nach Hofmeister [2]) geschieht diess bei Spha-

1) Die Verzweigung der Blätter selbst ist acropetal, bei Myriophyllum soll sie nach Nägeli aber basipetal sein.

2) Jahrb. f. wiss. Bot. III, p. 270 ff. — Mettenius (Ber. d. k. Sächs. Gesellsch. d. Wiss. 1861. VIII, p. 628) giebt an, die Zweige stehen seitlich, neben den Blättern bei Fontinalis

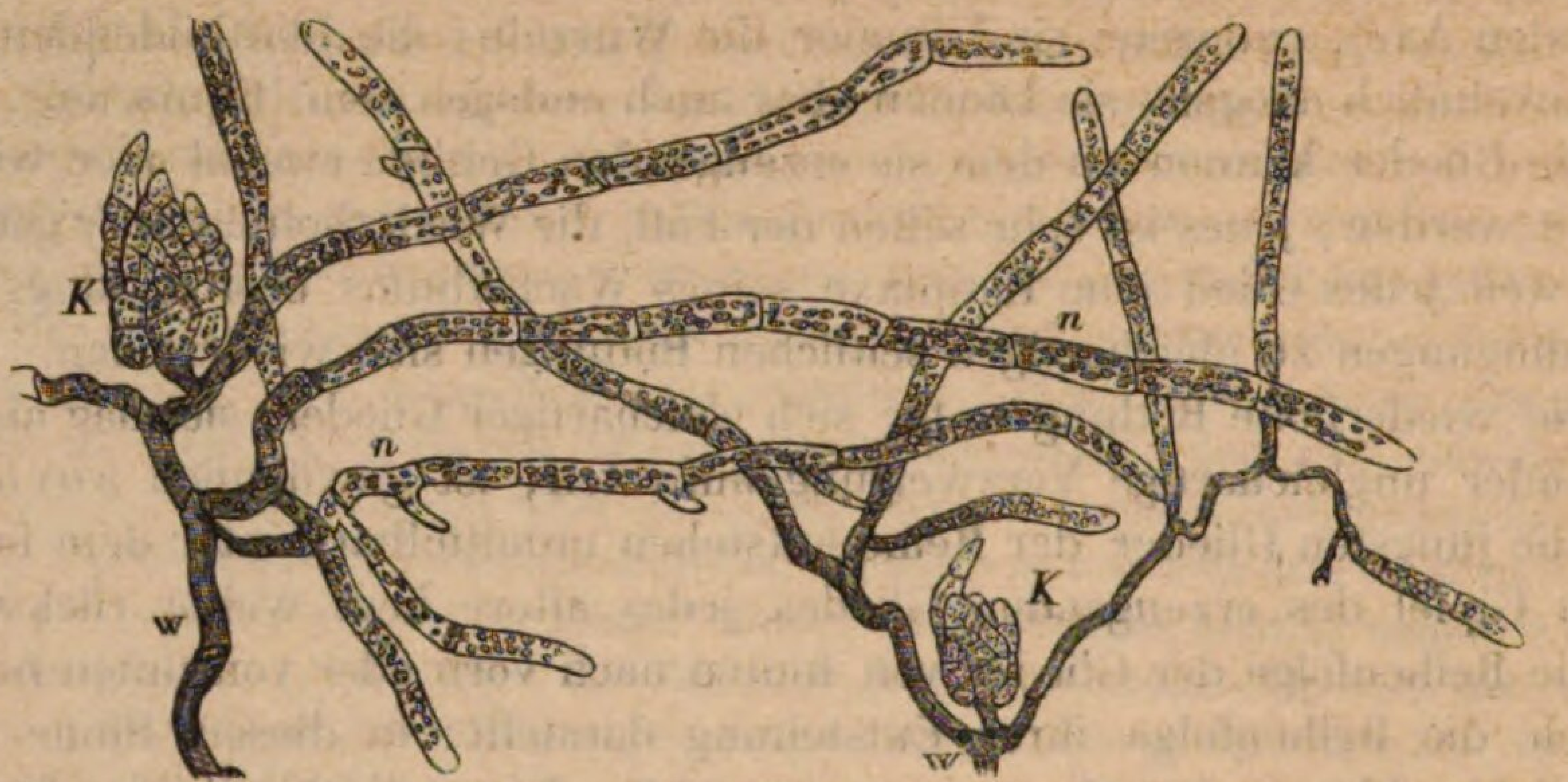


Fig. 118. Mnium hornum (50). *w w* Theile von Wurzelhaaren erwachsener Pflanzen, welche bei umgekehrter Lage eines Rasens in feuchter Luft die Protonemafäden *n n* getrieben haben; an diesen bilden sich die Laubknospen *k k*.

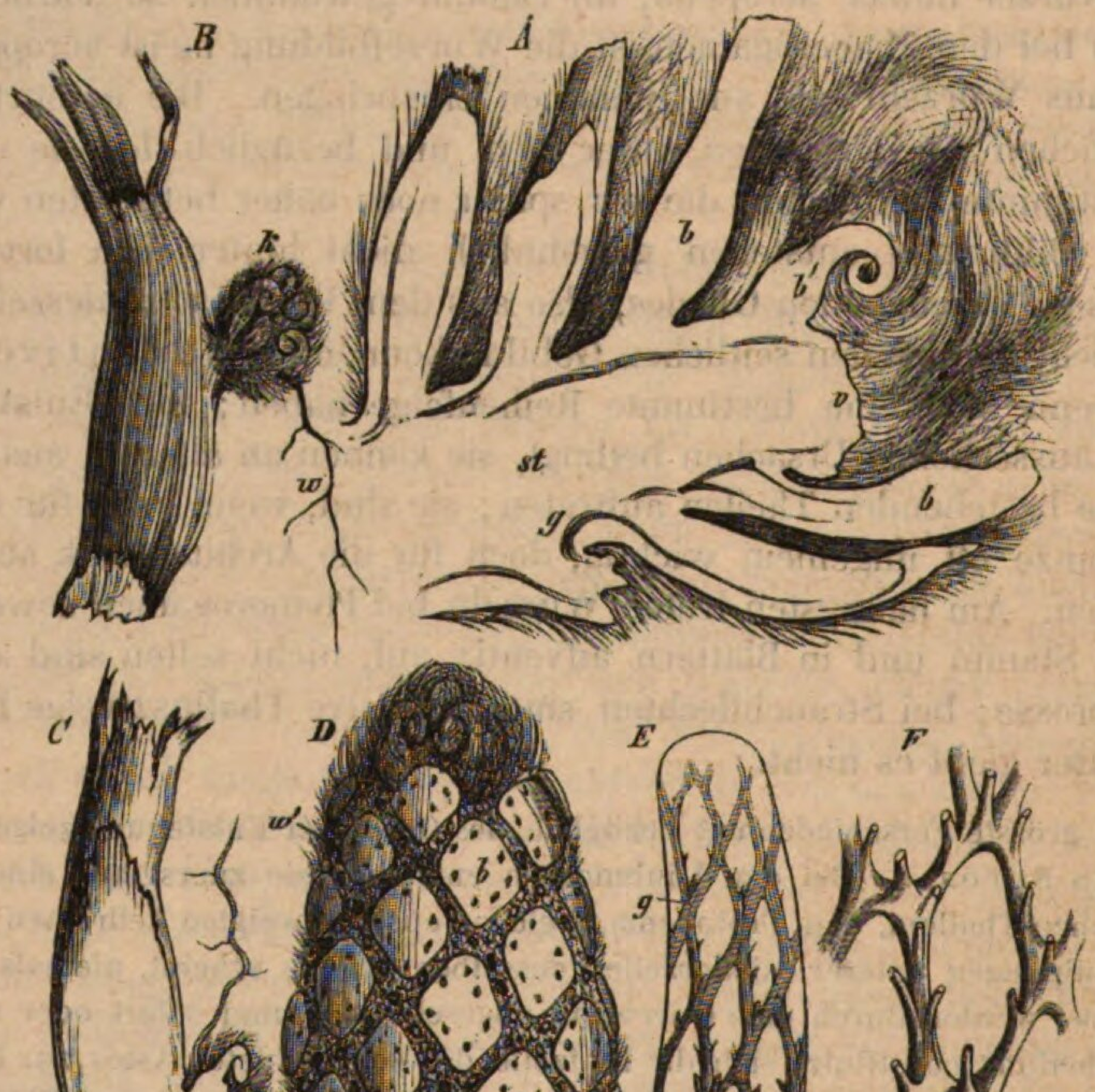


Fig. 119. Aspidium filix mas (nat. Gr.). *B* ein abgebrochener Blattstiel, dessen oberes Ende verwest, dessen unterer Theil aber lebensfrisch ist; er trägt an seiner rechten seitlichen Kante die blattbildende Stammknospe *k*, aus welcher bereits eine verzweigte Wurzel ausgetrieben ist; *C* Längsdurchschnitt eines anderen knospentragenden Blattstiels mit einer aus der Knospe und einer aus ihm selbst (*w*) kommenden Wurzel (die Erklärung des Uebrigen später).

antipyretica, Neckera complanata, Hypnum triquetrum, splendens, cordifolium, Hedwigia ciliata, Racomitrium canescens, u. a., dagegen habe Mnium undulatum axilläre Sprosse.

gnum so, dass sich ein Segment der Stammscheitelzelle, welches für gewöhnlich nur ein Blatt bildet, zunächst durch eine radiale Wand theilt; von den beiden seitlich nebeneinander liegenden Tochterzellen wird die (von aussen gesehen) rechts liegende zum Blatt, die links gelegene zum blättertragenden Seitenspross. — Bei den Farnen ist es eine gewöhnliche Erscheinung, dass Laubsprossen aus dem Rücken oder der rechten oder linken Kante eines Blattstiels, und zwar ziemlich hoch oben entspringen (Fig. 119). Sie werden nach Hofmeister schon frühzeitig, durch Umbildung einer oberflächlichen Zelle, des noch sehr jungen Blattstiels (z. B. bei Pteris aquilina) angelegt; die Knospe kann aber lange Zeit ruhen und von dem umgebenden Gewebe überwallt werden (Hofmeister, Beiträge zur Kenntn. der Gef.-Krypt. II. Leipzig 1857, Taf. II, Fig. 14, 15). Diese Knospen als adventive zu bezeichnen, halte ich für ungerechtfertigt, da sie an bestimmter Stelle und noch dazu zur Zeit, wo der Blattstiel noch aus Urmeristem besteht, angelegt werden; sie sind in demselben Sinne wie die Seitensprosse von Sphagnum acropetal, insofern sie in bestimmter Zeitfolge an den acropetal gebildeten Blättern auftreten. — Zu den normalen, weil acropetal und in bestimmter Reihenfolge gebildeten Sprossen gehören auch die der Equiseten, die in dieser Hinsicht im Pflanzenreich einzig dastehen, insofern bei ihnen alle Sprossen acropetal und endogen sind; sie entstehen innerhalb des Gewebes an der Basis der jüngsten Blätter, noch vor der Anlage der Gefässbündel, durch Umbildung einer Zelle zur neuen Scheitelzelle, die sofort Blattwülste aus ihren Segmenten erzeugt. Sie stehen zwischen den Zipfeln des scheidenförmigen Mutterblattes, sind also, wenn man dessen Zipfel für einzelne Blätter hält, nicht axillär, sondern seitlich zu diesen. — Mit diesen, der Anlage nach endogenen Knospen, dürfen die sogen. intrapetiolaren mancher Phanerogamen, z. B. von Platanus nicht verwechselt werden; diese sind, wie alle acropetalen normalen Knospen der Phanerogamen exogen und axillär zum Blatt, dessen Stielbasis sie aber umwächst und bis zum Abfallen des Blattes einhüllt. — Die acropetale und exogene Sprossbildung aus dem Gipfel des fortwachsenden Stammes, d. h. aus dem Axentheil jedes blättertragenden Sprosses, ist bei den Phanerogamen ganz allgemein; hier ist es Regel, dass unmittelbar über jeder Blattanlage, noch bevor das nächste Blatt angelegt wird, eine seitliche Protuberanz sich bildet, die an ihrem Gipfel fortwachsend den Stammtheil eines neuen blättertragenden Sprosses darstellt. Wegen ihrer Stellung unmittelbar über dem Blatt, also in dem Winkel den dieses mit dem Stamm bildet, werden diese Sprosse als axillär bezeichnet (*k* in Fig. 121). Das ungemein verbreitete Vorkommen der Axelsprosse bei den Phanerogamen führte früher zu der Annahme, diess sei die einzige normale Verzweigung des Pflanzenstammes überhaupt, und man nannte dess-

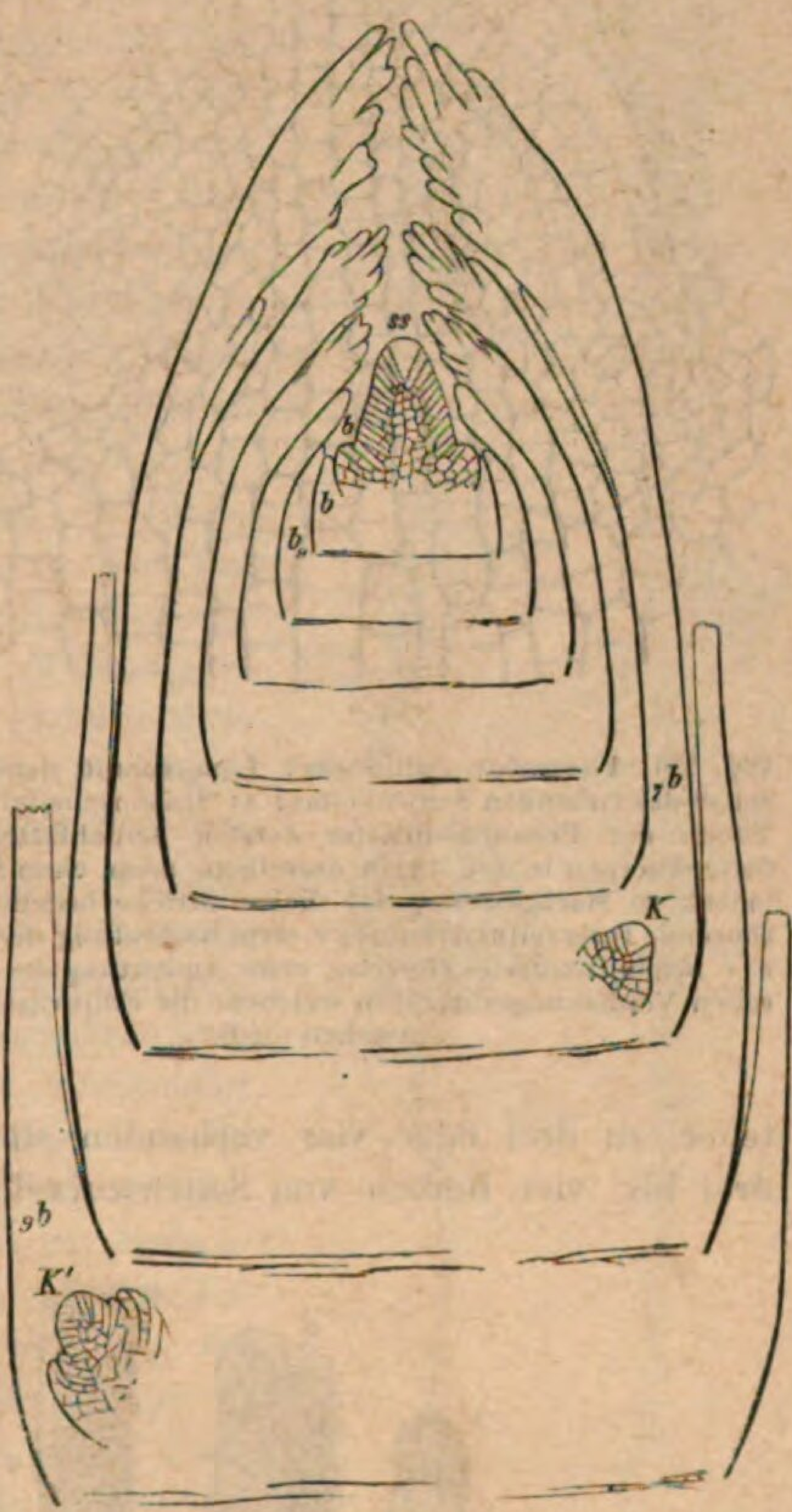


Fig. 120. Equisetum arvense, Längsschnitt einer unterirdischen Stammknospe im März; *s s* Scheitelzelle des Stammes, *b* bis b^9 die Blätter; *k k'* zwei durch den Schnitt getroffene endogene Knospen; die jüngsten Knospenanlagen finden sich schon bei *b''* (50).

halb anders gestellte Sprosse entweder adventive, oder man glaubte ihre andere Stellung durch blosse Verschiebungen erklären zu müssen. Die bereits genannten Sprossungsverhältnisse der Moose, Farne und Equiseten lassen diese Annahme als völlig ungerechtfertigt erscheinen; es giebt keine allgemeine Norm der Verzweigung blättertragender Axen für das ganze Pflanzenreich, wohl aber zeigen gewisse Abtheilungen desselben eine gewisse Constanz eigenthümlicher Verhältnisse. Uebrigens hat die Regel, dass alle acropetalen Seitensprosse der Phanerogamen axillär sind, vielleicht Ausnahmen, denn nach Schwendener und Nägeli[1]) entstehen die rankenförmigen Sprosse von Vitis und Ampelopsis vis-à-vis denselben Blättern, die ihnen auch am entwickelten Stamme gegenüber stehen.

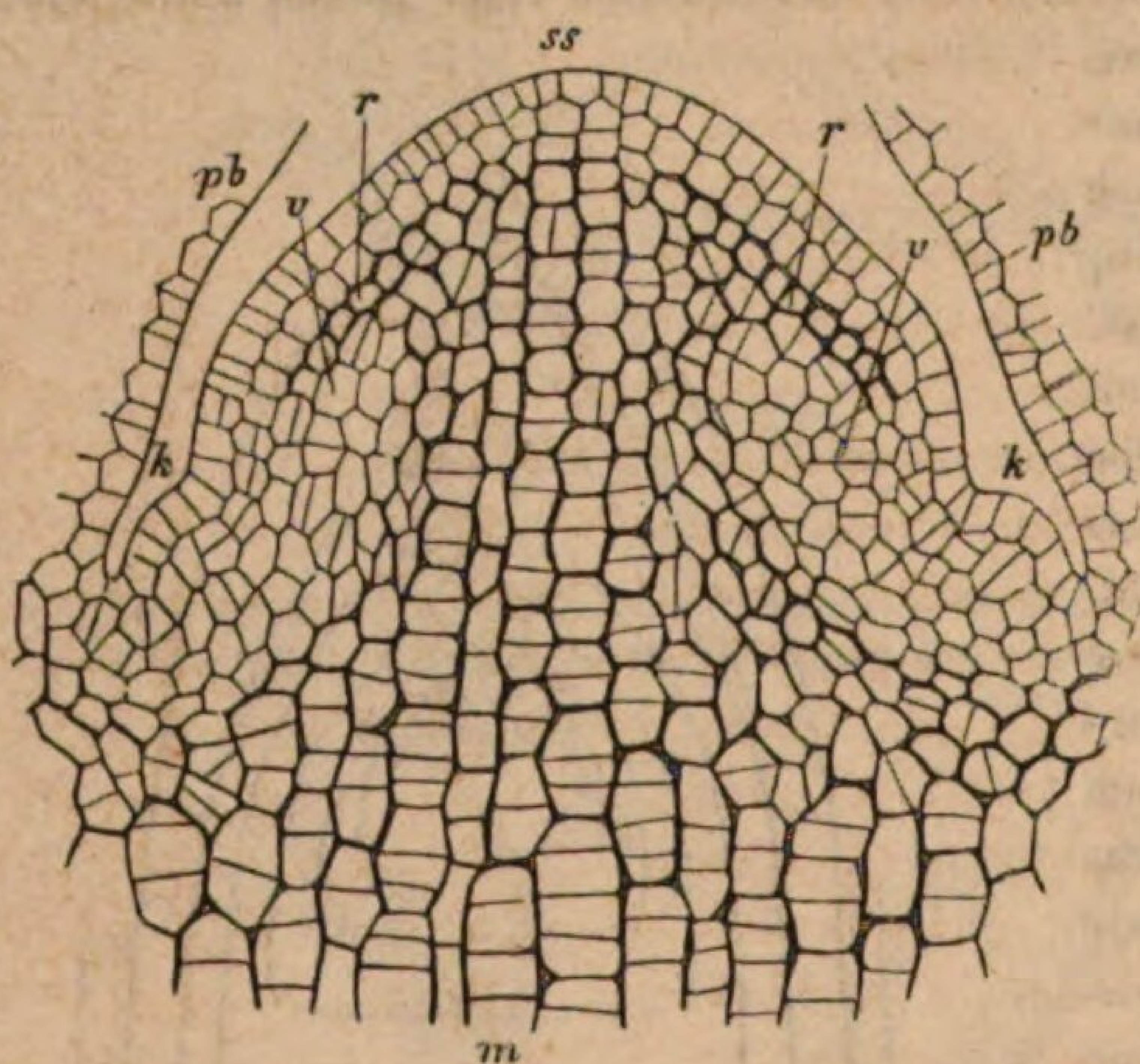


Fig. 121. Phaseolus multiflorus; Längsschnitt der Stammspitze des ruhenden Samenkeims; *ss* Stammscheitel; *pb pb* Theile der Primordialblätter (ersten Laubblätter), *k k* Seitenknospen in den Axeln derselben, noch ohne Blattanlagen; *m* Markgewebe, die dicken Striche bedeuten luftführende Intercellularräume; *r* erste Andeutung der Rinde; *v v* interstitienfreies Gewebe, erste Andeutung des Sanio'schen Verdickungsringes, in welchem die Fibrovasalstränge entstehen (550).

b) Neubildung und Verzweigung der Wurzeln. Bei den Equiseten, Farnen und Marsilien ist nach Nägeli und Leitgeb (Sitzungsber. der k. bayr. Akad. d. Wiss. 1866; 15. Decbr.) die Entstehung der Seitenwurzeln in den Mutterwurzeln (also die seitliche Verzweigung der letzteren) eine streng acropetale; sie entstehen in Längsreihen am Umfang des axilen Fibrovasalkörpers, den primordialen Gefässsträngen entsprechend, da diese meist opponirt, seltener zu drei oder vier vorhanden sind, so finden sich auch meist zwei, seltener drei bis vier Reihen von Seitenwurzeln; die Mutterzellen der Seitenwurzeln gehören

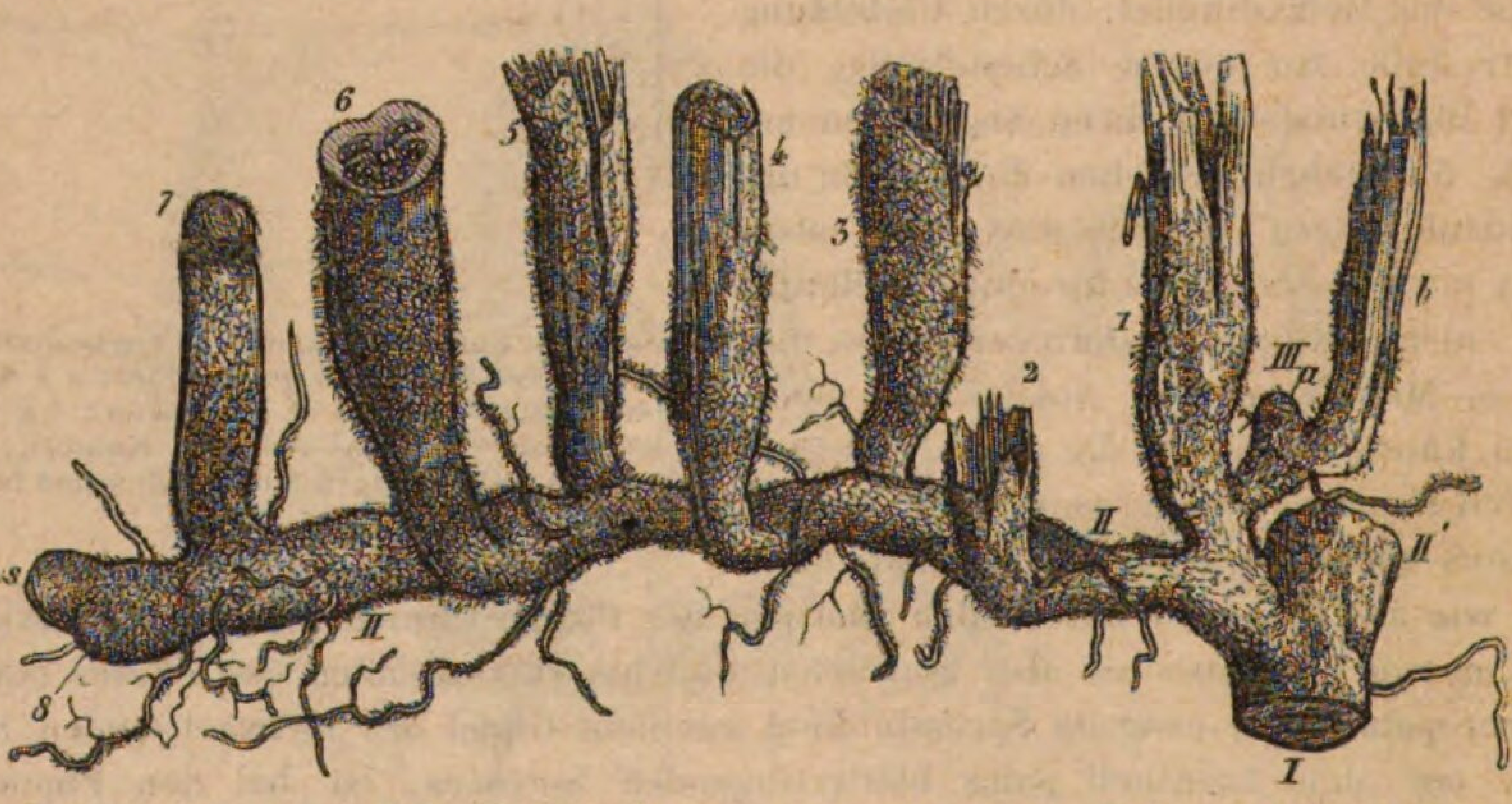


Fig. 122. Pteris aquilina, unterirdische Theile in $\frac{1}{2}$ der nat. Gr. Der Stamm *I* bildet die Gabeläste *II* und *II'*; *ss* der Scheitel des Astes *II*, daneben bei *s* die diessjährige Blattanlage; 7 die vorjährige Blattanlage, welche im nächsten Jahre zur Entfaltung kommt; 6 der Stiel des jetzt eben entfalteten Blattes, welches vor zwei Jahren angelegt wurde; 5 bis 1 rückwärts die Blattstiele der früheren Jahre, deren je einer in einem Jahre sich entfaltet und zwei Jahre vorher angelegt wird; die oberirdischen Theile dieser älteren Blätter sind verwest, ihre Basalstücke noch frisch; der Blattstiel 1 hat an seinem Rücken eine Knospe *III*, die früher ein Blatt *b* gebildet hatte, diess ist schon verwest, die Knospe bei *a* aber noch frisch. Die Abbildung zeigt ausserdem zahlreiche dem Stamm entspringende acropetale Wurzeln.

1) Nägeli und Schwendener, »das Mikroskop« II, p. 605.

nicht dem Fibrovasalkörper selbst, sondern der innersten Rindenschicht an; die Wurzelanlagen stossen also bei Equiseten unmittelbar an das primordiale Gefäss der Mutterwurzel an, bei den Farnen und Marsilien sind sie durch das Pericambium davon getrennt; die Wurzelanlagen bilden sich schon, wenn die Gefässe in der Mutterwurzel noch nicht vorhanden sind, also sehr nahe am Scheitel dieser; zwischen schon vorhandenen Anlagen bilden sich niemals neue; adventive Wurzeln aus Wurzeln giebt es also hier nicht. Die Bildung jeder Seitenwurzel wird dadurch eingeleitet, dass sich eine der innersten Rindenzellen, wenn nöthig, durch Quertheilungen verkürzt und isodiametrisch wird, sich vergrössert und nun Theilungswände bildet, welche nach der Axe der Mutterwurzel convergiren; das erste Segment der neuen Wurzel liegt rückwärts an der Mutterwurzel, die beiden folgenden schief rechts und links; durch diese ersten drei Theilungen wird die Mutterzelle zur dreieckigen Scheitelzelle der neuen Wurzel, die sich nun durch eine Querwand theilt und die erste Kappe der Wurzelhaube erzeugt; von jetzt ab ist der Vorgang der bereits § 19 beschriebene. — Wenn (wie gewöhnlich) zwei primordiale Gefässgruppen in der jungen Wurzel entstehen, so liegen sie rechts und links von der Axe der Mutterwurzel, sie entspringen aus den zwei seitlichen Segmentreihen der jungen Wurzel; bei mangelndem Pericambium berühren diese Gefässe die der Mutterwurzel sofort (Equisetum), ist ein solches vorhanden, so verwandeln sich einige Zellen desselben in Gefässe, welche die Verbindung herstellen.

Im fortwachsenden Stammende von Farrnkräutern, Pilularia und Marsilia werden Wurzeln in acropetaler Reihenfolge angelegt; auch hier ist es eine einzige Zelle, welche im jungen Gewebe neben einem Gefässstrang liegend, sich durch die entsprechenden Theilungen sofort zur dreiseitig pyramidalen Scheitelzelle umformt, wie aus eigenen Beobachtungen an Pilularia und aus Hofmeister's Angaben für Pteris aquilina hervorgeht; ebenso ist es nach Hofmeister bei der Anlage der Wurzeln im Blattstiel von Aspidium filix mas; es ist jedoch unbekannt, ob in diesen Fällen die Mutterzelle der Wurzel dem noch procambialen Fibrovasalstrang oder dem umgebenden Gewebe angehört. — In den allgemeinen Zügen ähnelt die acropetale, sowie die adventive Bildung von Wurzeln in Wurzeln, Stammtheilen und selbst in Blättern der Phanerogamen, denen der Gefässkryptogamen, nur sind es auch hier wieder nicht einzelne Zellen, sondern Gewebemassen, aus deren Verhalten man den Entwickelungsgang erschliessen muss; die jüngsten Wurzelanlagen werden

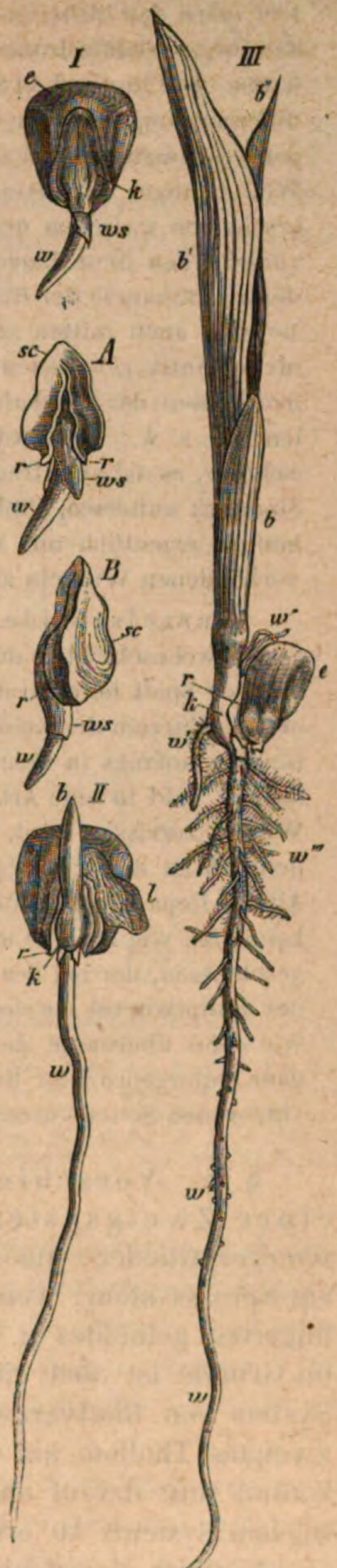


Fig. 123. Keimung von Zea Mais in nat. Gr. (man vergl. Fig. 100); *I* die Frucht von der Seite gesehen, auf der der Keim liegt; *II* ebenso, weiter entwickelt, *III* die noch weiter entwickelte Pflanze von der linken Seite gesehen; *A* und *B* der Keim aus *I* frei präparirt und von vorn (*A*) und von der Seite (*B*) gesehen. — *w* überall die Hauptwurzel, *ws* ihre Wurzelscheide; *k* Knoten, wo Hauptwurzel und Stamm verbunden sind; *sc* das den Keim mantelartig umhüllende Scutellum, *r* dessen Ränder; *b II* die Blattknospe; *l* der Lappen der Fruchtschale *e*, der bei der Keimung abreisst; bei *III* sind *b*, *b' b''* die ersten drei Blätter; *e* der endospermhaltige Theil des Samens; *w' w''* Wurzeln aus dem ersten Knoten; *w'''* acropetale Seitenwurzeln.

hier (nach den bisherigen Untersuchungen) als Complexe kleiner Zellen bemerkbar, die neben den jungen Gefässsträngen des Mutterorgans auftreten; sehr bald bemerkt man die Wurzelhaube, und hinter dem Scheitel der etwa halbkugeligen Wurzelanlage beginnt ihre Gewebedifferenzirung. — In den fortwachsenden Wurzeln der Phanerogamen werden gewöhnlich längs jedes Gefässstranges in streng acropetaler Ordnung eine Reihe von Nebenwurzeln angelegt. — Weit häufiger als adventive Knospen sind bei den Phanerogamen adventive Wurzeln; sie erscheinen zwischen und über den acropetal gebildeten Seitenwurzeln einer Mutterwurzel, zumal wenn diese längere Zeit lebt (Vicia Faba, Phaseolus), oder am Stamm, wo besonders die Ansatzpuncte der Blätter zu adventiver Wurzelbildung geneigt sind, häufig genug treten sie aber auch mitten aus den Internodien hervor. In vielen Fällen folgen die, gewöhnlich für adventiv gehaltenen Wurzelbildungen am Stamm einer acropetalen Anordnung, wie an den Knoten der Grashalme und vieler kriechender Stämme, in Wasser schwimmender Stolonen u. s. w.; sie werden hier zwar erst weit entfernt von der Stammspitze äusserlich sichtbar, es ist aber fraglich, ob ihre Anlagen nicht schon an der fortwachsenden Spitze des Stammes auftreten, ähnlich wie bei den Farrnstämmen. Als adventiv im strengeren Sinn können eigentlich nur solche Wurzeln bezeichnet werden, welche rückwärts von bereits vorhandenen Wurzeln am erzeugenden Organ auftreten.

W u r z e l s c h e i d e. Die im Inneren des Gewebes erzeugten Wurzeln müssen die äusseren Gewebeschichten durchbrechen; häufig geschieht diess so, dass sie aus einem zweilippigen Spalt heraustreten. Bei den Monocotylen ist es aber nicht selten, zumal bei den ersten Wurzeln der Keimpflanzen, dass das die junge Wurzel bedeckende parenchymatische Gewebe anfangs in dem Maasse fortwächst, wie die von ihm bedeckte Wurzel; diese erscheint bald in eine Art Beutel eingeschlossen, der aber endlich von der sich streckenden Wurzel zerrissen wird, und nun die Basis derselben in Form einer Scheide umhüllt. Sehr deutlich ist dieser Vorgang bei der zweiten, dritten, vierten Wurzel der Keimpflanzen von Allium Cepa (Sachs, bot. Zeitg. 1863, Taf. III, Fig. III); die Hauptwurzel der Gramineenkeime ist, wie Fig. 100 *ws* zeigt, schon innerhalb des ruhenden Samens in einem Beutel eingeschlossen, der bei der Keimung Fig. 123 *A*, *B ws* durchbrochen wird und nun die Scheide der Hauptwurzel darstellt; die Seitenwurzeln dieser Pflanzen bilden keine Coleorrhizen, wie denn überhaupt dieses Gebilde selbst bei den Monocotylen sehr inconstant und von ganz untergeordneter Bedeutung ist. Eine schwache Andeutung dazu findet sich bei den rhizogenen Seitenwurzeln der Gefässkryptogamen nach Nägeli und Leitgeb (l. c. p. 91).

§ 21. V e r s c h i e d e n e E n t w i c k e l u n g s f ä h i g k e i t d e r G l i e d e r e i n e s Z w e i g s y s t e m s. Durch die Verzweigung entstehen Systeme gleichnamiger Glieder: aus einer Wurzel wird ein Wurzelsystem, aus einem Spross ein Sprosssystem; wenn ein Blatt sich verzweigt, so giebt es ein gefiedertes, gefingertes, getheiltes u. s. w. Blatt, wie es die herkömmliche Nomenclatur nennt; im Grunde ist aber ein zusammengesetztes Blatt seiner Entwickelung nach ein System von Blattverzweigungen, genau in demselben Sinne, wie man ein verzweigtes Thallom als ein System von Thallomzweigen bezeichnen kann. — Es kommt nun darauf an, uns über die wichtigeren Gestaltungsverhältnisse eines solchen Systems zu orientiren, wenn wir einstweilen nur auf die relative Grösse und Entwickelungsfähigkeit der Zweige unter einander und der sie erzeugenden gleichnamigen Glieder Rücksicht nehmen. Wir werden hierbei die adventiven Verzweigungen ausser Acht lassen, denn gerade bei diesen Betrachtungen zeigt es sich deutlich, dass sie für die Architectonik des Ganzen überzählig sind; wir haben es also nur mit den am Ende eines fortwachsenden Gliedes auftretenden, also normalen Verzweigungen (Endverzweigungen) zu thun. —

Die verschiedenen Endverzweigungen lassen sich nun auf zwei Grundformen

zurückführen, die wir einstweilen als wirklich streng verschieden ansehen wollen, obwohl sie es in der That nicht sind: diese beiden Grundformen sind die Dichotomie und das Monopodium.

Die Verzweigung eines Thalloms, Blattes, Stammes, oder einer Wurzel ist dichotomisch, wenn das Wachsthum in der bisher befolgten Richtung aufhört und am Ende dieser Axe zwei neue Axen sich bilden, welche gleich anfangs gleichwerthig sind, so dass keine von beiden als unmittelbare Fortsetzung

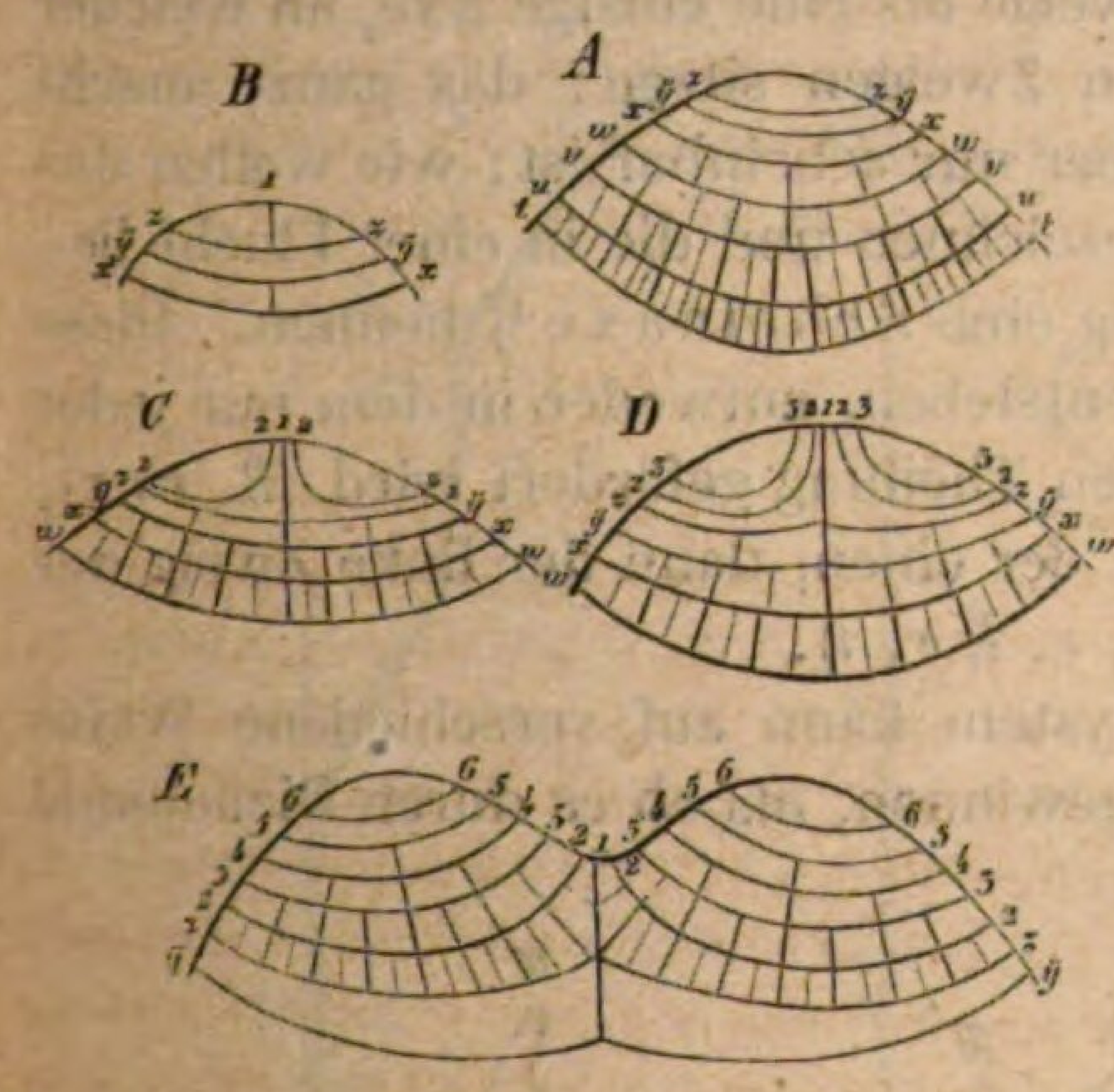


Fig. 124. Dichotomie des Thalloms von Dictyota dichotoma nach Nägeli (neuere Algensysteme); Entwickelungsfolge nach der Reihe der Buchstaben *A*—*E*; die Buchstaben *t*, *u*, *v* bis *z* bedeuten die Theilungswände der Scheitelzelle vor der Dichotomie; 1 ist die Theilungswand, durch welche die Dichotomie eingeleitet wird; 2, 3, 4, 5, 6 die Theilungswände der beiden neuen Scheitelzellen.

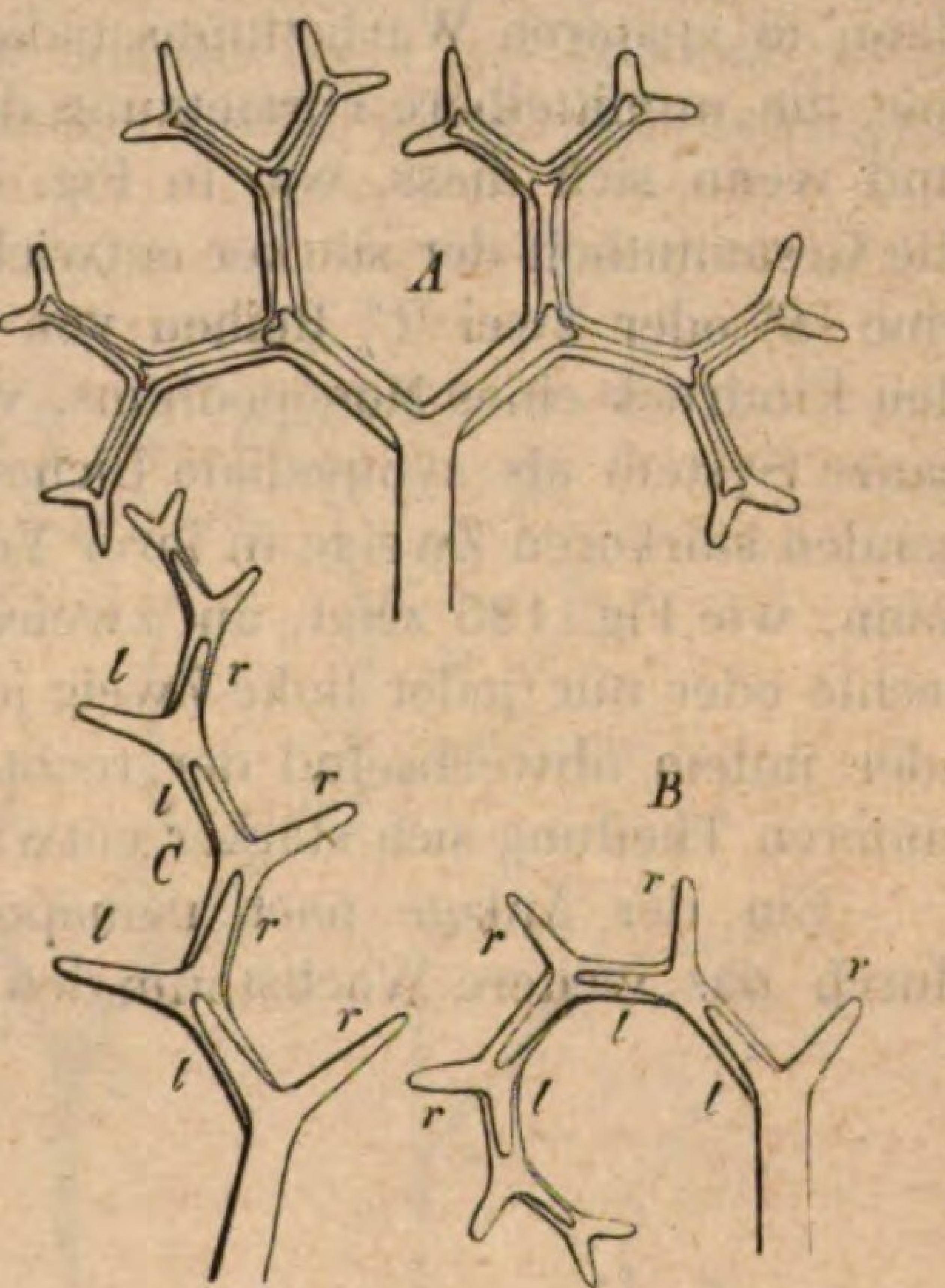


Fig. 125. Schematische Darstellung dichotomisch angelegter Verzweigungen in einer Ebene: *A* mit gleichmässiger Ausbildung aller Gabeläste, *B* und *C* bei sympodialer Ausbildung: in *B* ist immer der linke Zweig jeder Gabelung gefördert, in *C* ist alternirend der linke dann rechte Gabelzweig gefördert; in *B* besteht die Scheinaxe aus den Stücken *l l l l*, in *C* aus den Stücken *l r*, *l r*, *l r*.

der bisherigen Axe gelten kann; die beiden neuen Wachsthumsaxen sind dann die Schenkel eines Winkels, dessen Halbirungslinie in die Richtung der früheren Axe fällt. Wir wollen die beiden nun auftretenden Axen die Zweige, die verlassene Axe, auf deren Gipfel sie entstehen, den Fuss (das Podium) nennen. Ein sehr deutliches Beispiel der Dichotomie liefert die Verzweigung des Thalloms von Dictyota (Fig. 124).

Ein monopodiales Verzweigungssystem entsteht, wenn das erzeugende Gebilde, seiner bisherigen Wachsthumsaxe folgend, an seinem Scheitel fortwächst, während unterhalb desselben seitliche gleichnamige Gebilde in acropetaler Reihenfolge entstehen; nennt man die letzteren die Zweige, so erscheint das erzeugende Gebilde als gemeinsames Fussstück aller Zweige, daher der Name Monopodium für das ganze System. Unzweifelhafte Beispiele [1]) bieten die blattbil-

1) Betrachtet man nach dem im § 20 bereits angedeuteten Gesichtspunct die Blätter als Auszweigungen des Stammes, so stellen sie mit diesem zusammen immer ein Monopodium dar.

denden Sprosse der Equiseten, die Wurzeln der Equiseten, Farne und Marsilien nach der im vorigen § gegebenen Beschreibung; eines der einfachsten das Thallom von Stypocaulon scoparium Fig. 103. —

Diese beiden Begriffsbestimmungen beziehen sich zunächst auf die erste Anlage der seitlichen Glieder eines Systems; durch das spätere Wachsthum derselben kann aber der ursprüngliche Charakter wesentlich verändert werden. — Von den beiden Zweigen einer Dichotomie kann der eine sich stärker fortbilden als der andere und diesen mehr oder weniger zur Seite drängen; es erscheint dann in späteren Wachsthumsstadien so, als ob der stärkere Zweig der Dichotomie die unmittelbare Fortsetzung des Fusses, des Podiums der Dichotomie wäre, und wenn sich diess, wie in Fig. 125, *B*, *C*, mehrfach wiederholt, so erscheint die Gesammtheit der stärker entwickelten Zweige als eine einzige Axe, an welcher eine (*B*) oder zwei (*C*) Reihen von seitlichen Zweigen sitzen; das ganze macht den Eindruck eines Monopodiums, was es aber nur scheinbar ist; wir wollen das ganze System als sympodiale Dichotomie bezeichnen und die in einer Flucht liegenden stärkeren Zweige in ihrer Vereinigung eine Scheinaxe[1]) nennen. Diese kann, wie Fig. 125 zeigt, auf zweierlei Art entstehen, entweder in dem nur jeder rechte oder nur jeder linke Zweig jeder neuen Theilung gefördert wird (*B*, *r r r*), oder indem abwechselnd der rechte Zweig der einen, dann der linke Zweig der anderen Theilung sich stärker entwickelt (*C*, *r*, *l*, *r*, *l*).

Ein der Anlage nach monopodiales System kann auf verschiedene Weise durch das weitere Wachsthum den Schein gewinnen, als ob es durch Dichotomie

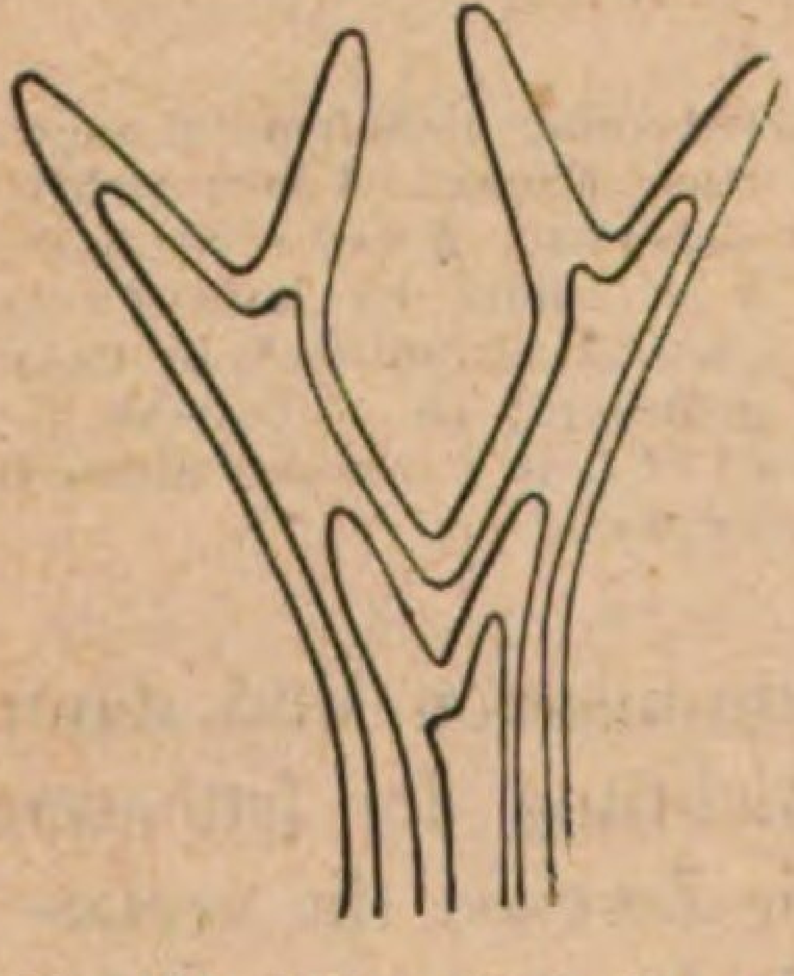


Fig. 126. Schematische Darstellung der gabeligen Ausbildung einer monopodial angelegten Verzweigung, wobei der Seitenzweig dem Hauptspross gleich wird.

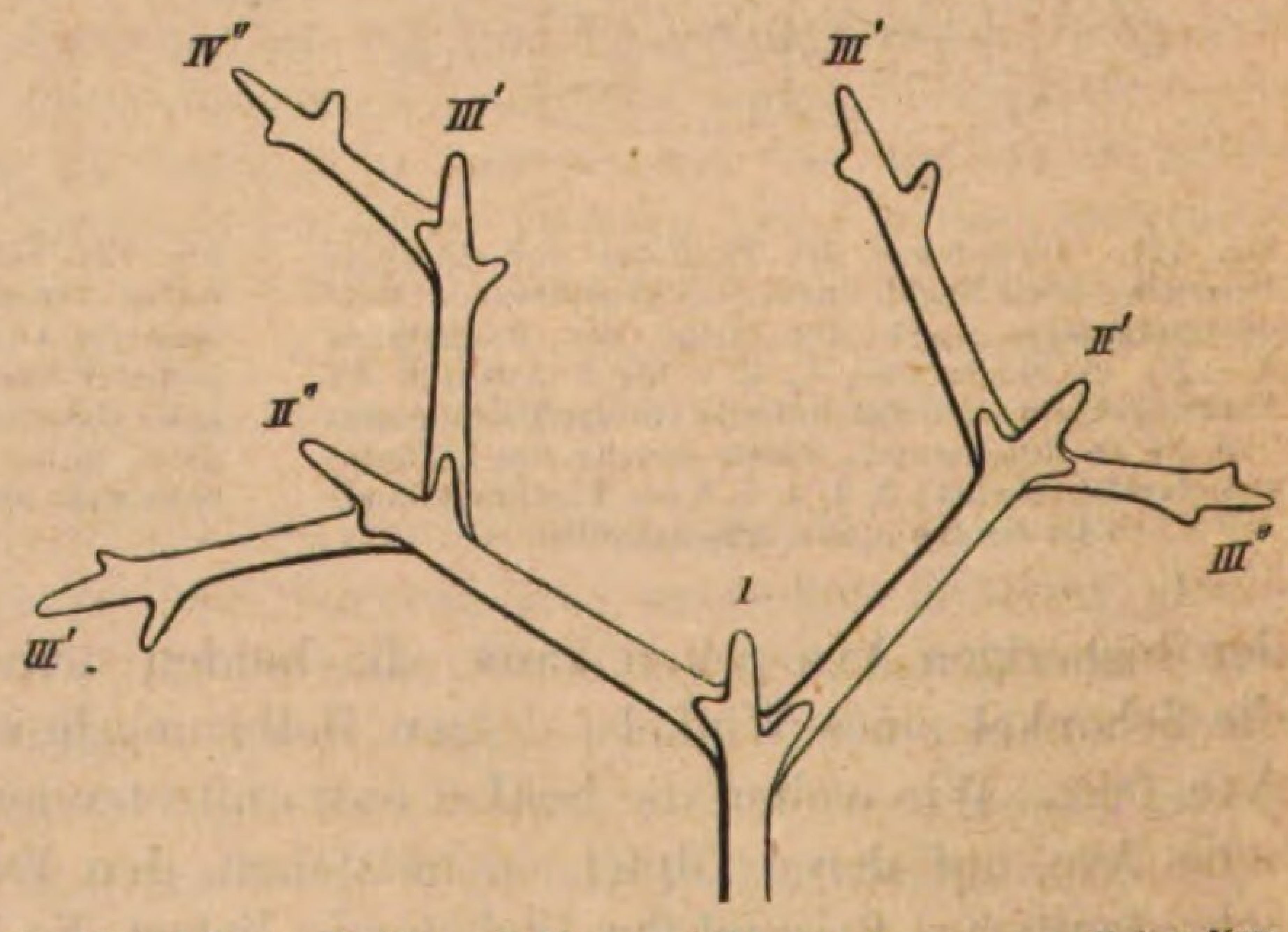


Fig. 127. Schema für die gabelige Ausbildung einer monopodialen Verzweigung durch stärkeres Auswachsen der Seitenzweige, während der Hauptspross zurückbleibt. Die Zahlen bedeuten die consecutiven Sprossgenerationen.

entstanden sei; es kann dadurch geschehen, dass der letzte seitliche Zweig sich gerade so stark entwickelt, wie der über ihm liegende Theil der Axe des Monopodiums; man kann diess als falsche Dichotomie oder als Bifurcation bezeichnen (Fig. 126). Es kann aber auch der Fall eintreten, dass die beiden letz-

1) Die Schriftsteller nennen meist die Scheinaxe selbst ein Sympodium; wie heisst dann aber das ganze Sprosssystem, zu dem jene gehört? — Es ist gewiss besser, das ganze System ein Sympodium zu nennen.

ten Seitensprosse, die nahe über einander am Hauptspross stehen, sich viel stärker als dieser entwickeln (Fig. 127), so dass er zwischen jenen verschwindet; es kommt vor, dass der Mittelspross unter solchen Umständen vertrocknet und abfällt, und dann entsteht der vollkommenste Schein einer Dichotomie, so z. B. im Blüthenstand von Mirabilis jalappa, wo die Axe jedesmal mit einer Blüthe schliesst, neben welcher zwei mächtige Seitensprosse emporwachsen; sehr häufig fällt die Blüthe ab und jene erscheinen als Gabelzweige. Indessen ist dieses nur ein besonderer Fall einer viel verbreiteten Verzweigungsform, welche in sehr mannigfaltiger Weise auftretend, allgemein dadurch charakterisirt ist, dass die Seitensprosse eines monopodialen Systems sich stärker (meist viel stärker) entwickeln

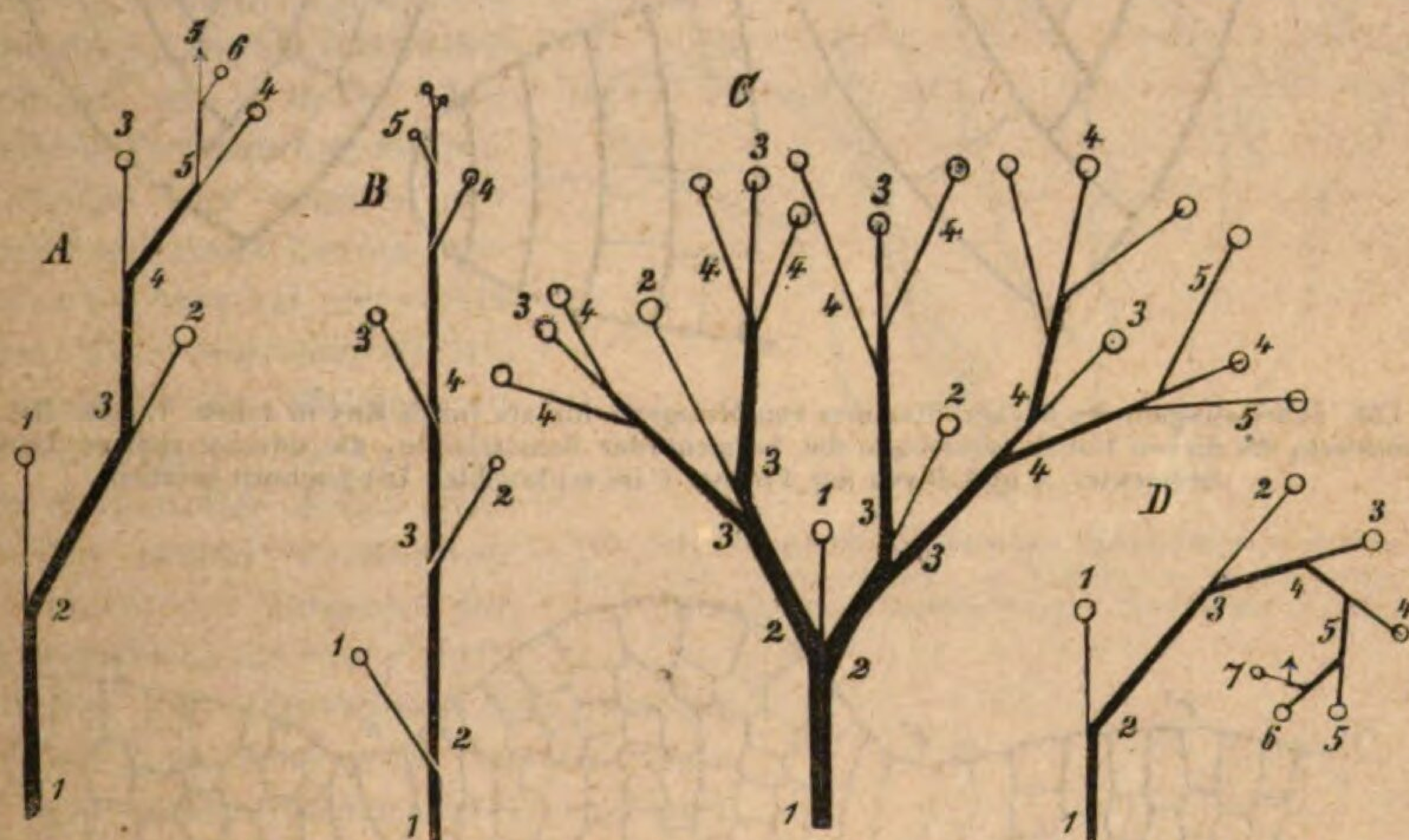


Fig. 128. Schematische Darstellung verschiedener sympodialer Ausbildung monopodial angelegter Zweigsysteme in einer Ebene. Die Zahlen bedeuten die Sprossgenerationen; bei *B* ist die Scheinaxe zickzackartig, bei *C* gerade, bei *D* durch Förderung der links liegenden Sprosse spiralig.

als der über ihrer Insertion liegende Theil der Axe. Alle solche Verzweigungsformen bezeichne ich als sympodiale. Ein Sympodium ist also ein der Anlage nach monopodiales System, dessen Seitenglieder aber entwickelungsfähiger sind als der über ihrer Insertion liegende Theil der Axe. In gewissen Fällen sind die in verschiedener Weise verbundenen Fussstücke der aus einander hervorgehenden Glieder (der verschiedenen Zweiggenerationen) eines sympodialen Systems ausdauernd, während die über den Insertionen liegenden Theile abfallen; oder jene zeichnen sich durch kräftigeren Dickenzuwachs vor diesen aus; alsdann bilden die Fussstücke zusammen einen Körper, der scheinbar e i n e Axe darstellt, obwohl seine einzelnen Stücke verschiedenen Generationen von aus einander hervorgehenden Axen angehören; man nennt einen solchen Körper die S c h e i n a x e des Sympodiums (Fig. 128 *B*, *A*, *D*, die dicken Striche); übrigens braucht, wie Fig. 128 *C* zeigt, nicht jedes sympodiale System eine Scheinaxe zu entwickeln, es sei denn, dass man auch verzweigte Scheinaxen zulassen wollte; die dicken Striche in *C* zusammen würden dann eine solche repräsentiren, allein ein derartiger Sprachgebrauch wäre unpraktisch, da er zu Missverständnissen führt.

a) Wie schon erwähnt, sind selbst die beiden Grundformen der normalen Verzweigung, die Dichotomie und das Monopodium, nicht absolut verschieden: wenn bei der Dichotomie

din Halbirungslinie des von den beiden neuen Axenanlagen eingeschlossenen Winkels nicht genau mit der Axe des Podiums zusammenfällt, so hört die Dichotomie im strengsten Sinne des Worts auf, eine solche zu sein, sie geht in die monopodiale Anordnung über; diese letztere aber kann sich umgekehrt der echten Dichotomie dadurch nähern, dass die jüngsten Seitensprossen immer mehr dem Scheitel des Muttergliedes sich nähern; ein Beispiel dafür bietet die von Kny beschriebene Verzweigung des Thallus von Metzgeria furcata. Dieser

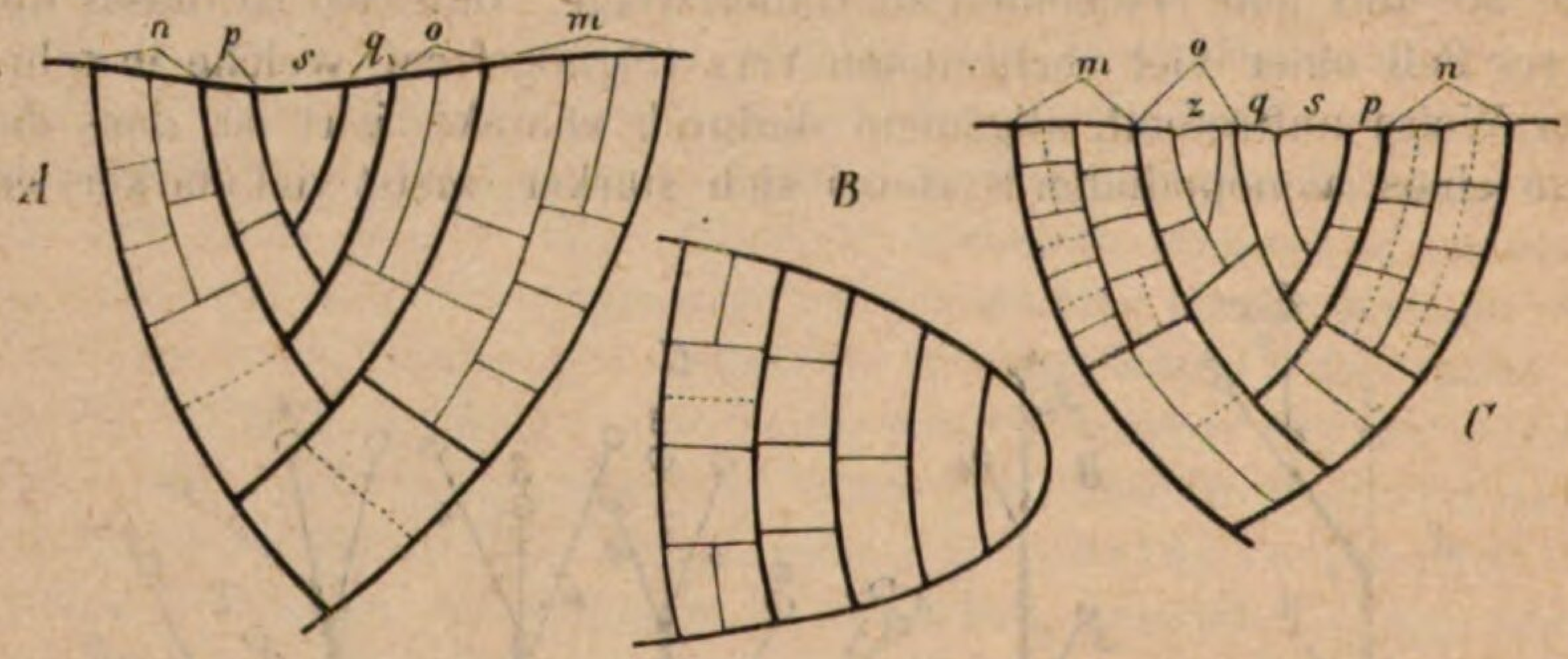


Fig. 129. Scheitelregion des flachen Stammes von Metzgeria furcata (nach Kny in Jahrb. f. wiss. Bot. IV) halbschematisch, die dicken Linien bezeichnen die Segmente der Scheitelzelle, die dünnen spätere Theilungen der Segmente. *A* und *B* von der Fläche, *C* im senkrechten Längsschnitt gesehen.

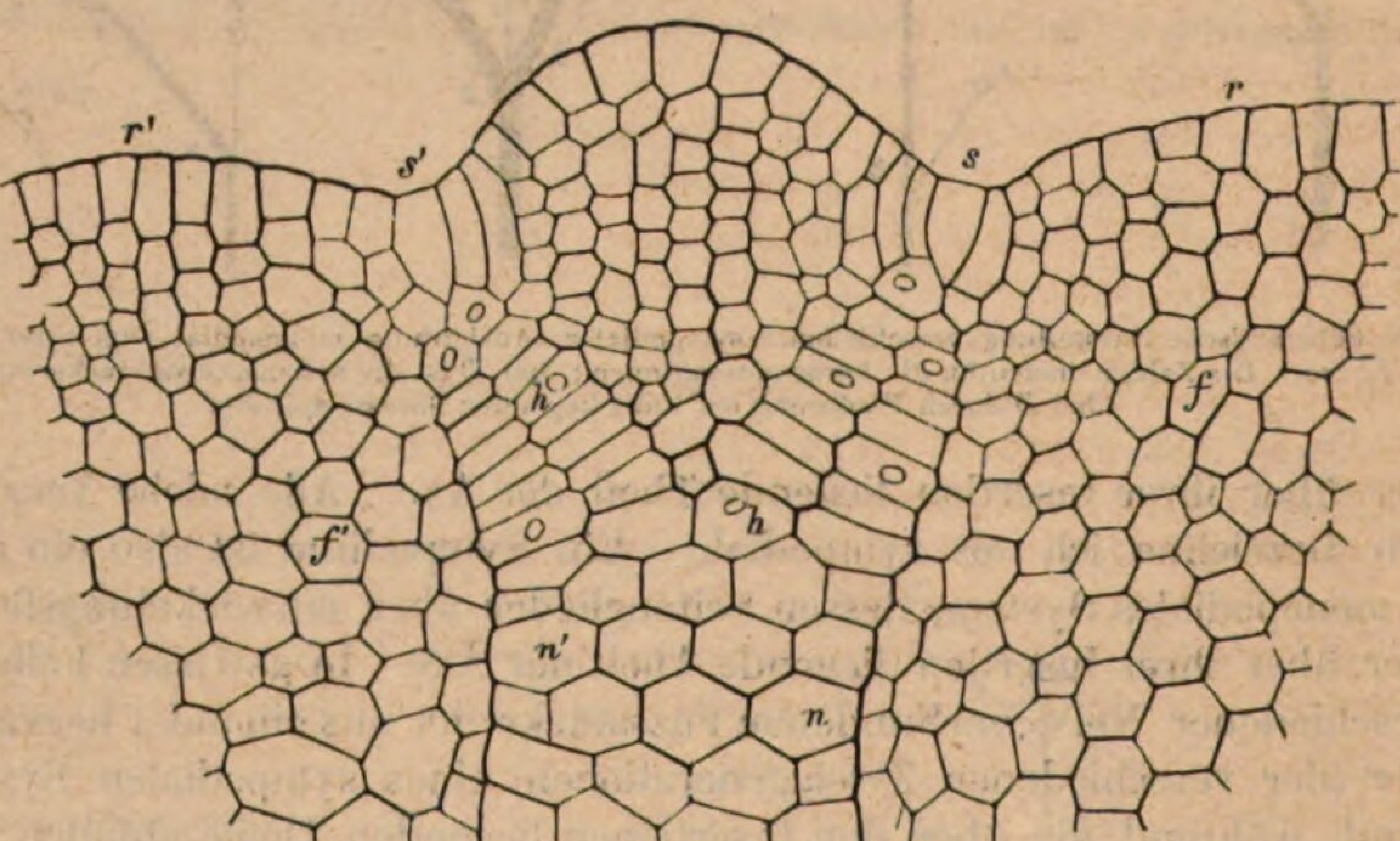


Fig. 130. Scheitelregion eines dichotomirten Sprosses von Metzgeria furcata (nach Kny ibid.). *n n'* Mittelnerv vor der Theilung, *f f'* die flügelförmige Ausbreitung des Gewebes, *r r'* dessen Rand, *s s'* die Scheitelzellen; *h h* Haaransätze (Vergl. den Text).

Thallus ist eine einfache Zellschicht, welche ihrer Länge nach von einer 3—6 Zellschichten dicken Mittelrippe durchzogen wird, der Scheitel liegt in einer Einkerbung des flügelartig verbreiterten Randes; die Scheitelzelle ist ungefähr keilförmig (129, *A*, *s*) und theilt sich durch rechts und links geneigte Wände; der flache Stamm baut sich also aus zwei Reihen alternirender Segmente, *m*, *n*, *o*, *p*, *q* (129 *A*) auf, deren jedes fortwachsend in zahlreiche Zellen zerfällt; das Gewebe differenzirt sich schon durch die ersten Theilungen der Segmente in einen Mittelnerven *n n* in Fig. 130 und die flügelartige Ausbreitung *f f'*, deren Ränder *r r* so fortwachsen, dass sie rechts und links über die Scheitelzelle *s'* (oder *s*) hervorragen. — Diess zur Orientirung. — Die Verzweigung wird nun nach Kny dadurch einge-

leitet, dass in einem der jüngsten Segmente[1] (*o* in *C*, Fig. 129), nach Abschneidung des zur Verlängerung des Mittelnerven bestimmten Stückes, zwei entgegengesetzt geneigte Wände auftreten, zwischen denen eine neue Scheitelzelle (*z*) eingeschlossen ist; sie wächst nun sofort zur Stärke der dicht neben ihr liegenden vorigen Scheitelzelle heran; indem von beiden neue alternirende Segmentreihen gebildet werden, kommt eine Doppelreihe von solchen zwischen sie zu liegen; aus diesen geht ein Gewebe hervor, welches den Winkel zwischen den beiden divergirenden neuen Axen ausfüllt und die Verschmelzung eines rechten und linken Flügels darstellend, wenigstens anfangs in der Mittellinie rascher fortwächst (zwischen *s'* und *s'* in Fig. 130); bei weiterer Verlängerung der beiden Zweige hört indessen der mittlere Theil dieses Zwischengewebes zu wachsen auf; der rechte und linke Theil desselben wächst, dem benachbarten Mittelnerven folgend, nun rascher fort, und der convex vorgewölbte Bogen zwischen den beiden Mittelnerven wird concav, ein Vorgang, der durch Vergleichung von *f'*, *f''*, *f'''* in Fig. 131 hinreichend klar werden dürfte; so zeigt denn jeder fortwachsende Zweig fortan seinen rechten und linken Flügel (vergl. *ff* in Fig. 131).

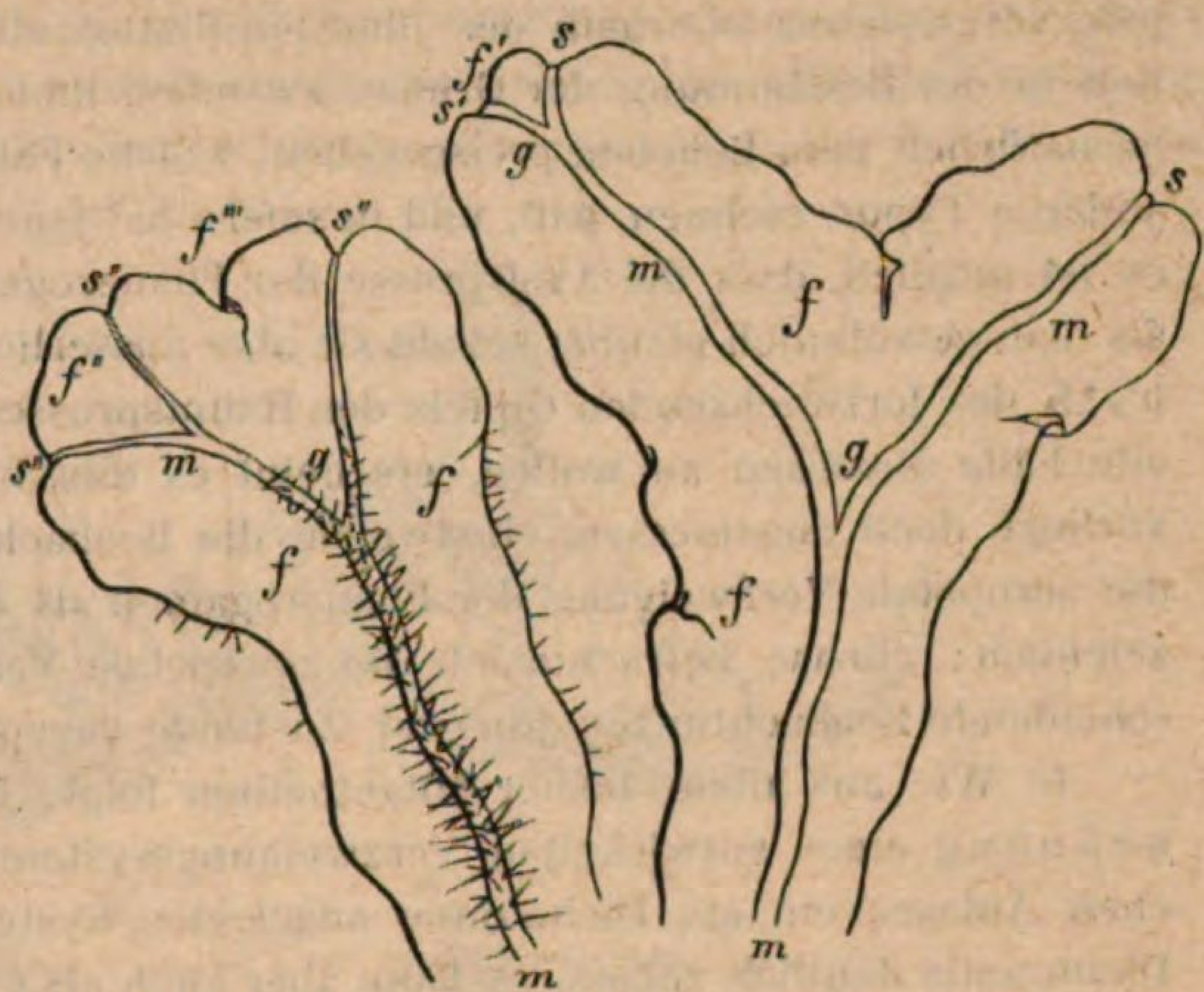


Fig. 131. Metzgeria furcata (etwa 10mal vergr.); rechts von oben, links von unten gesehen; *m* Mittelnerv, *g* Gabelung desselben, *f* flügelförmige Ausbreitung, *s* die Scheitel der Sprosse.

Die Metzgeria furcata zeigt uns übrigens noch eine andere Thatsache von Interesse; die Zweige der Bifurcation sind uranfänglich ungleich, dann werden sie gleichstark (Fig. 130, Fig. 131 bei *f'* und *f''*) und später bleibt wieder einer der Gabelzweige zurück, der andere eilt voraus, um sich wieder zu verzweigen; es geschieht diess jedoch nicht regelmässig abwechselnd, so dass kein deutliches Sympodium zustande kommt; dagegen entwickelt sich bei manchen Fucusarten die anfänglich dichotomische Verzweigung später als sympodiale Dichotomie.

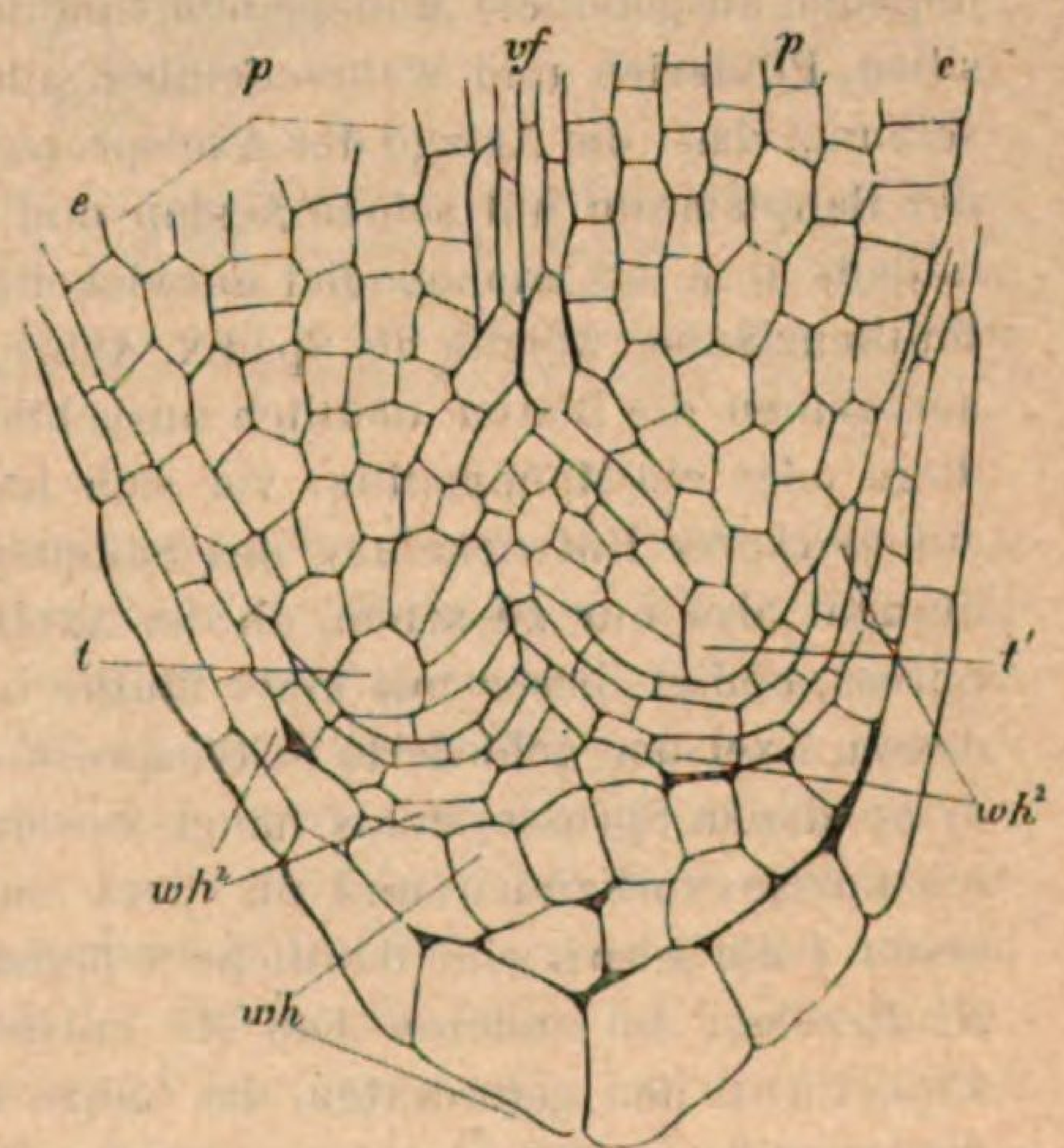


Fig. 132. Eine sich gabelnde Wurzelspitze von Isoëtes lacustris (400 nach Hofmeister); *t t* die beiden neuen Scheitelzellen, *wh* die gemeinsame Wurzelhaube (vor der Gabelung gebildet); *wh*² die Wurzelhauben der Gabeläste; *e* Epidermis, *p* Rindenparenchym, *vf* junger Fibrovasalstrang.

An der Grenze von Dichotomie und Monopodium steht auch die Verzweigung der Wurzeln der Lycopodiaceen, z. B. derer von Isoëtes lacustris (Fig. 132); nach Nägeli und Leitgeb (l. c.) ist es ungewiss, ob die beiden neuen Scheitelzellen einer Gabelung durch Halbirung der älteren Scheitelzellen entstehen, oder ob die eine oder beide aus Segmenten derselben

1) Es kommt jedoch nach Müller (Jahrb. f. wiss. Bot. V, 255) auch vor, dass die Scheitelzelle durch eine Längswand halbirt wird, also Dichotomie im strengeren Sinn.

hervorgehen; jedenfalls entwickeln sie sich in früher Jugend schon gleichstark und jedenfalls liegen die jungen Gabelanfänge innerhalb der Wurzelhaube des Stückes, welches hier als Podium zu bezeichnen wäre; jeder Gabelzweig bildet seine eigene Wurzelhaube (wh^2).

Noch viel schwieriger ist es, die Grenze zwischen dichotomischer und monopodialer Anlage bei der Verzweigung der Stämme und Blätter der Phanerogamen und Farne zu bestimmen. Hofmeister[1]) betrachtet mit Pringsheim und Irmisch bei diesen Pflanzenklassen jede Verzweigung oberhalb des jüngsten Blattes als Dichotomie; bei der grossen Unsicherheit in der Bestimmung der Grenze zwischen monopodialer und dichotomischer Anlage ist es natürlich dem Belieben preisgegeben, welche Fälle man noch zu dem einen oder zu dem anderen Typus rechnen will, und in sofern hat jene Anschauung gewiss ihre Berechtigung; es ist möglich, dass die Axelsprosse der Phanerogamen schon viel früher angelegt werden, als man gewöhnlich glaubt; sobald sie aber äusserlich kenntlich werden, stehen sie unterhalb des fortwachsenden Gipfels des Hauptsprosses. Ohne daher die genannte Ansicht für alle Fälle abweisen zu wollen, erscheint es mir, bis eine klare Durcharbeitung derselben vorliegt, doch angemessen, einstweilen die Beobachtung an sich zu Grunde zu legen, und die acropetale Verzweigung der Phanerogamen als der Anlage nach monopodial zu bezeichnen; ebenso betrachte ich die acropetale Verzweigung der Blätter, wo nicht entscheidende Beobachtungen jüngster Zustände dagegen sprechen, als monopodiale.

b) Wie aus allem bisher Mitgetheilten folgt, beruht die wissenschaftliche Benennung eines entwickelten Verzweigungssystems auf der Kenntniss seiner ursprünglichen Anlage; ein als Dichotomie angelegtes System kann im entwickelten Zustand die Dichotomie deutlich zeigen, es kann aber auch als sympodiale Dichotomie ausgebildet sein; diese letztere kann nur durch die Entwickelungsgeschichte von einem monopodial ausgebildeten Monopodium unterschieden werden, u. s. w. — Der Anfänger wird wohl thun, die Anwendung der oben entwickelten Begriffe an Beispielen sich geläufig zu machen: als monopodial ausgebildete Monopodien sind die verzweigten Wurzeln der Equiseten, Farne, Marsilien, Pilularien und wahrscheinlich aller Phanerogamen zu betrachten; unter der Voraussetzung, dass die Anlage der Axelsprosse der Phanerogamen monopodial ist, erscheint auch der Hauptstamm mit seinen Aesten und Zweigen, z. B. bei Abies und Pinus, Populus pyramidalis u. a. als monopodial entwickeltes Monopodium; unter denselben Begriff fallen die Blüthenstände, welche als Spadix, Aehre, Traube, Rispe bezeichnet werden. Wo bei Phanerogamen die Blätter deutlich ausgebildet sind, ist die Entscheidung, ob man ein Sympodium oder ein Monopodium vor sich hat, sehr leicht, insofern die sympodiale Ausbildung auf stärkerer Entwickelung des Seitensprosses beruht, der hier ein Axelspross ist; man braucht also nur zu sehen, ob der Axelspross stärker entwickelt ist als der ihn tragende Spross, endigt dieser mit einer Blüthe oder Inflorescenz, so erscheint sie dem Blatte, aus dessen Axel der geförderte Seitenspross entspringt, scheinbar opponirt. Der Habitus eines sympodialen Sprosssystems hängt wesentlich davon ab, ob ein oder mehr geförderte Seitensprosse vorhanden und ob diese einzeln oder genähert, oder quirlig gestellt sind; im ersten Falle kann eine deutliche Scheinaxe des Sympodiums sich ausbilden; wie Fig. 128, *B*, *D* zeigt; im anderen Fall (*C*) entsteht ein System von Zweigen derart, dass immer zwischen den geförderten, das Ganze fortbauenden Sprossen das zurückbleibende Ende des jeweiligen Mittelsprosses sich vorfindet. In beiden Fällen werden weitere Unterschiede durch die gegenseitige Stellung der geförderten Sprosse hervorgerufen, es kommt darauf an, ob immer die der einen oder abwechselnd die der einen und anderen Seite gefördert sind, ob Verschiebungen und Verwachsungen mitwirken u. s. w. — Zunächst einige Beispiele für die Entwickelung einer Scheinaxe bei sympodialer Ausbildung eines monopodial angelegten Systems. — Polygonatum multiflorum entwickelt, wenn der Pflanzenstock hinreichend alt geworden ist, jährlich einen Laubblätter und Blüthen tragenden Stengel,

1) Jahrb. f. wiss. Bot. III, 279.

der aus einer unterirdisch fortkriechenden, viel dickeren Axe entspringt; diese besteht aus den zu einer S c h e i n a x e vereinigten Basalstücken der aufstrebenden Blüthenstengel; angenommen in Fig. 133 *A* sei *b* neben der Zahl 1866 das unterirdische Stück des aufstrebenden Stengels; dieses Stück ist an seiner Basis stark angeschwollen und zeigt daselbst die Narbe eines stengelumfassenden Blattes, die mit 9 bezeichnet ist; aus der Axel dieses Blattes entspringt als Seitenspross die Knospe, welche bei *B* mit $n+3$ bezeichnet ist. Dieser Zweig entwickelt zuerst eine Reihe von farblosen, hautartigen (Nieder-)Blättern, welche in der Profilansicht *A* mit 1, 2, 3, 4, 5, 6 (rechts neben 1866) bezeichnet sind; erst im näch-

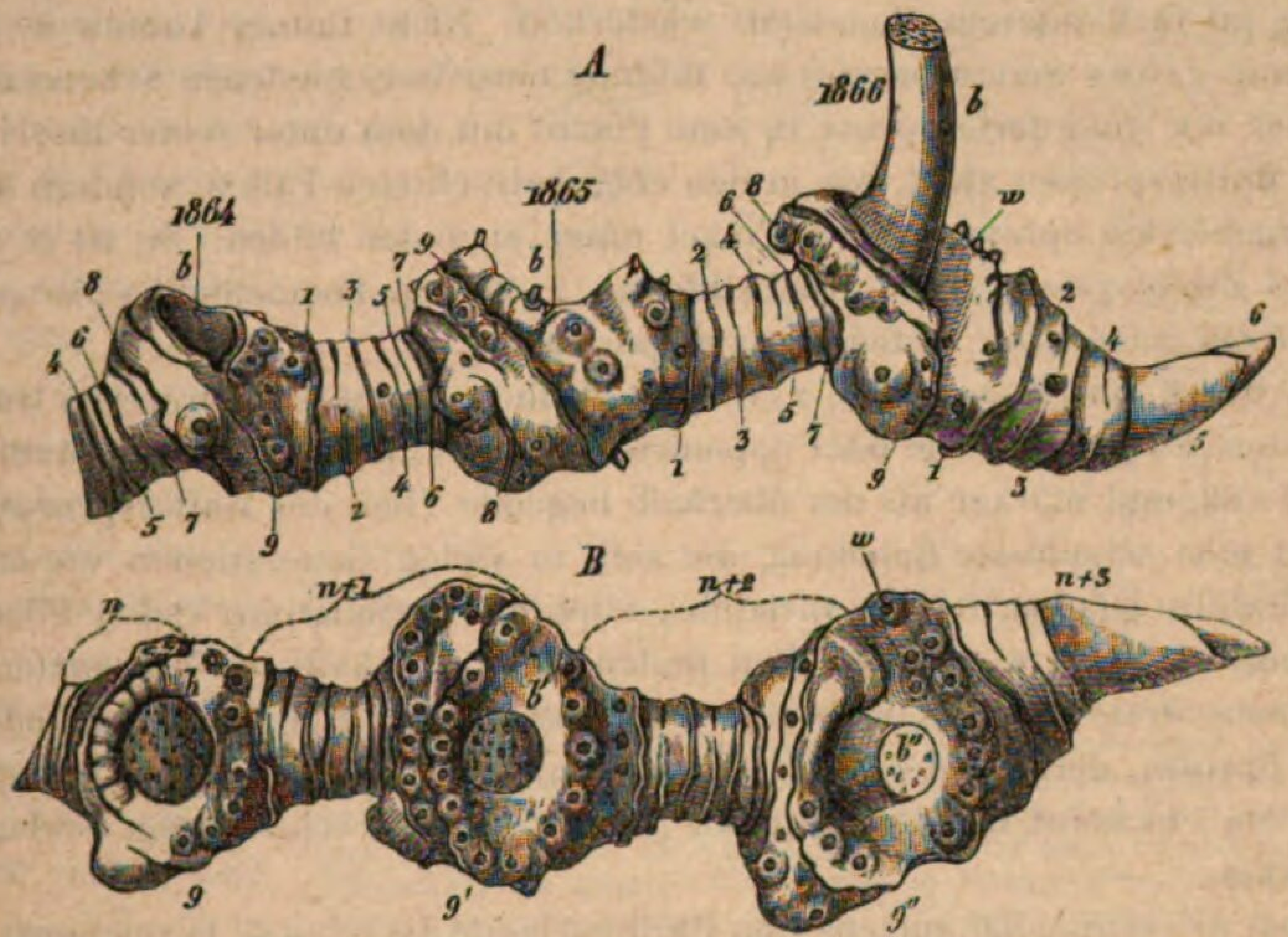


Fig. 133. Polygonatum multiflorum, ein Stück des unterirdisch kriechenden Rhizoms in natürl. Grösse; *A* von der rechten Seite, *B* von oben gesehen; die Zahlen 1864, 1865, 1866 sind die Jahre in welchen sich die betreffenden Stücke bildeten; *w* Wurzelansätze; die Zahlen 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9 bezeichnen die Blattnarben jedes Jahrganges. *b*, b′ *b*″ die Blüthenstengel oder deren Narben; n, $n+1$, $n+2$, $n+3$ die zu je einer Sprossgeneration gehörigen Stücke der Scheinaxe; g, g', g'' Seitenknospen derselben, die erst später zur Entfaltung kommen.

sten Jahre entfaltet sich der Gipfel dieser Knospe zu einem neuen Laub- und Blüthenstengel über der Erde; sein mit hautartigen Niederblättern besetztes Basalstück bildet ein neues Glied der Scheinaxe; an der Basis auch dieses Stengels entsteht wieder eine Knospe, die sich gerade so verhält, wie die eben betrachtete. Jeder Zweig bildet also ein unteres dauerndes Stück und ein aufwärts strebendes, welches im Jahr seiner Entfaltung abstirbt; an der Grenze des dauernden und absterbenden Stückes entwickelt sich aus einer Niederblattaxel der neue Spross; die ausdauernden Stücke der aufeinanderfolgenden Sprosse bilden zusammen die Scheinaxe, die also aus den Basalstücken der aufeinanderfolgenden Sprossgenerationen, n, $n+1$, $n+2$, $n+3$, zusammengesetzt ist. Der Spross der nten Generation hat seinen Blüthenstengel im Jahr 1864 entwickelt; der aus n als Seitenspross hervortretende Spross $n+1$ hat 1865 geblüht; beide zeigen noch die Narben *b*, *b′*, wo der als Blüthenstengel entwickelte Theil sich von dem Niederblattstück desselben Sprosses abgetrennt hat; im Jahre 1866, wo das Object abgebildet wurde, war der Zweig der $n+2$ten Generation am Blühen und hatte bereits den Spross $n+3$ für's nächste Jahr angelegt. — Der aufrechte Stamm der L i n d e ist eine Scheinaxe, seine Verzweigung ein Sympodium; indem nach A. Braun (Verjüngung p. 49) die Linde, vom ersten Jahrestrieb des keimenden Baumes an, niemals (entwickelungsfähige) Gipfelknospen hervorbringt, sondern aus der obersten Seitenknospe den Stamm von Jahr zu Jahr fortbaut.

Bei Petunia ist der Stamm oberhalb der ersten Blüthe eine Scheinaxe. Die aus dem Wurzelstock kommende belaubte Axe endigt als Blüthe, unterhalb welcher zwei oder drei

Laubblätter im Quirl stehen; aus der Axel eines jeden kommt ein Spross; der eine producirt zwei opponirte Laubblätter und endigt mit Blüthe; auch in der Axel jedes dieser Blätter steht ein Spross, wovon der eine wieder zwei opponirte Laubblätter bringt und in Blüthe endigt; so geht es fort ohne ein bestimmtes Ende; das unter dem Blattpaare stehende Basalstück jedes Sprosses erscheint im ausgebildeten Zustand als unmittelbare Fortsetzung des vorhergehenden; diese Stücke zusammen bilden die Scheinaxe des Sympodiums; gegenüber einem jeden dieser Sprosse entwickelt sich in der Axel des ihm opponirten Blattes ein Spross, der zwar viel schwächer ist als jener, aber zunächst mehrere alternirende Laubblätter bildet, dann in Blüthe endigt und von hier aus erst sympodial wird, also den ganzen Spross von Anfang an in kleinerem Maassstab wiederholt. Nicht immer kommt es bei stärkerer Entwickelung eines Seitensprosses zur Bildung einer entschiedenen Scheinaxe, indem sich nicht immer der geförderte Spross in eine Flucht mit dem unter seiner Insertion liegenden Stück des Muttersprosses stellt, wie in den eben betrachteten Fällen, sondern die aus einander hervorgehenden Sprosse spitze Winkel unter einander bilden. So ist es z. B. bei dem Aufbau des Zweigsystems vieler Umbelliferen, z. B. von Foeniculum officinale, wo unter jeder Dolde ein geförderter Seitenspross emporwächst.

Wenn unter dem begrenzten, z. B. eine Blüthe oder eine Inflorescenz tragenden Ende eines Sprosses zwei genäherte oder opponirte Blätter stehen, deren beide Axelsprossen sich gleich stark und stärker als der oberhalb liegende Theil des Muttersprosses entwickeln, so entsteht eine scheinbare Gabelung, die sich in vielen Generationen wiederholen kann, wie bei Mirabilis jalappa, Dahlia variabilis, Silphium perfoliatum, vielen Silenen, Lichnisarten, Potentillen, u. s. w. Nicht selten finden sich unterhalb des begrenzten Endes eines Muttersprosses drei, vier und mehr aus scheinbar gleicher Höhe entspringende gleiche und geförderte Sprosse, deren jeder sich dann in ähnlicher Weise weiter verzweigen kann; das ganze System erscheint dann nicht mehr gabelig, sondern schirmartig, doldenähnlich, wie bei Euphorbia.

Man hat die sympodial aufgebauten Blüthenstände als cymöse bezeichnet, und sie nach der Stellung der geförderten Sprosse noch in Gruppen unterschieden; da alle wesentlichen Verhältnisse der Verzweigung der Blüthenstände auch bei dem Aufbau jedes anderen Zweigsystems wiederkehren können, so könnte man alle sympodialen Systeme als cymöse bezeichnen, und sie noch ferner gleich jenen als Cyma, Dichasium, Cicinnus, Bostryx unterscheiden. Indessen erwähne ich hier die Blüthenstände nur desshalb, weil sie die deutlichsten Beispiele für die sympodiale Ausbildung monopodial angelegter Zweigsysteme liefern; ihre specielle Charakteristik folgt im II. Buch.

c) Die Verzweigung der Blätter ist nach denselben Principien zu beurtheilen. Sie kann der ersten Anlage nach dichotomisch oder monopodial sein, und durch späteres Wachsthum der Zweige dieselben Veränderungen erfahren, die wir soeben im Allgemeinen besprochen haben: die monopodial angelegte Verzweigung kann z. B. gabelartig werden oder sich sympodial ausbilden, oder die dichotomische Anlage kann sympodial werden. Gewöhnlich findet die Verzweigung eines Blattes in einer Ebene statt, so dass die Zweige rechts und links an der als Stiel und Mittelrippe entwickelten Blattaxe stehen; die Seitenzweige können sich wiederholt verzweigen. Bei sonst gleichartiger Verzweigung kann aber die äussere Erscheinung eine sehr verschiedene sein, je nachdem die Zweige sich mehr oder minder von einander abgliedern; das Blatt erscheint danach als einfach[1]) oder mehrfach gefiedert, gefingert u. s. w.; es erscheint geschlitzt oder getheilt, wenn die Zweige an der Basis durch Gewebeplatten unter einander verschmolzen sind; geht diese Verschmelzung bis nahe an die Zweigspitzen, so erscheint das ganze System als eine Platte, deren Rand

1) Die gefiederten Blätter vieler Palmen entstehen nicht durch Verzweigung, sondern durch Zerreissung der Blattspreite und localisirte Streckung der Mittelrippe (Mohl, Vermischte Schriften, Tafel VI). Diese Zerreissung ist Folge des Absterbens gewisser Zellschichten in der jungen Blattspreite.

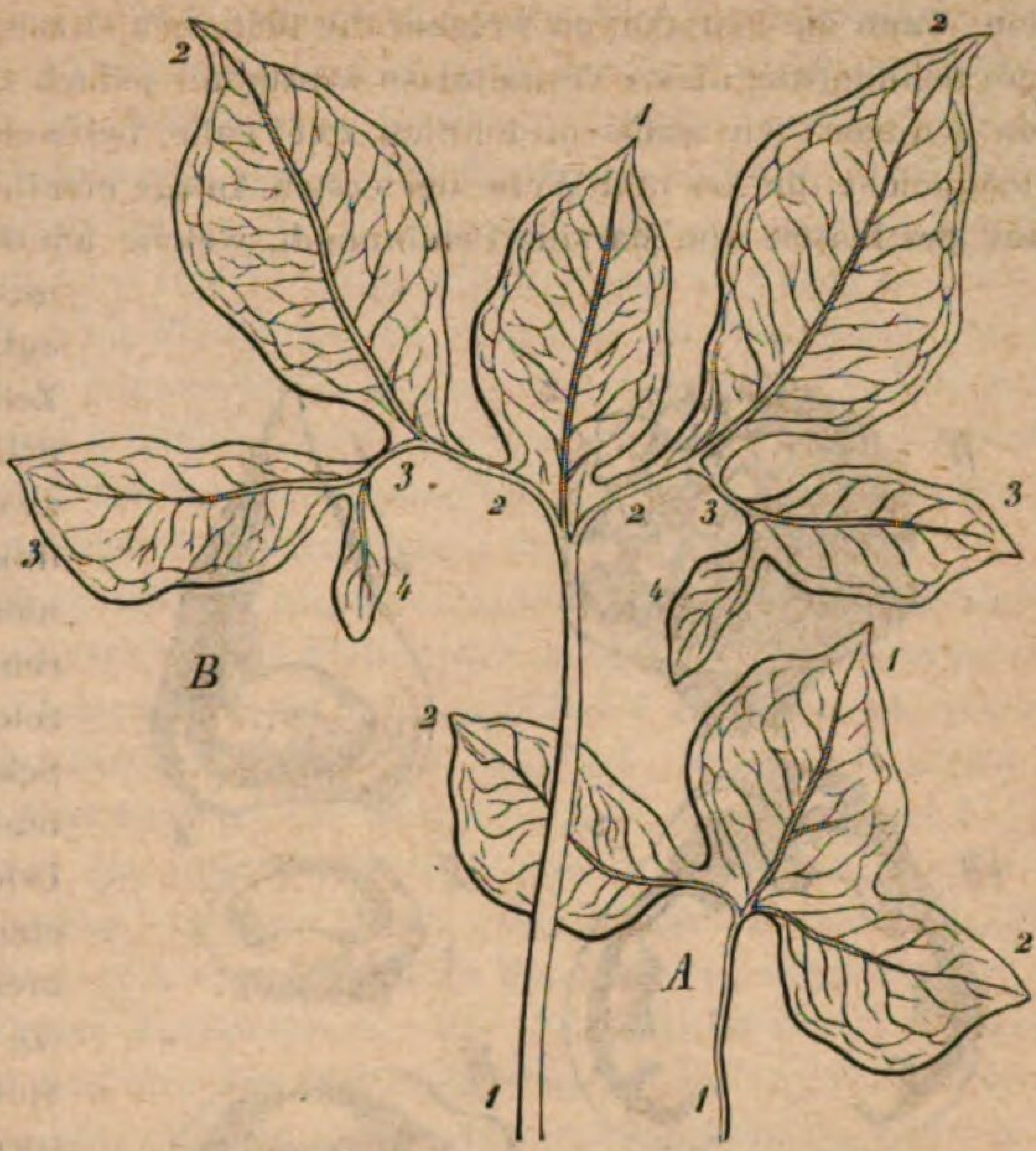


Fig. 134. Blätter von Amorphophallus bulbosus als Beispiel der sympodialen Ausbildung einer der Anlage nach monopodial verzweigten Lamina nach dem Schema von Fig. 127; die Zahlen bedeuten die consecutiven Sprossgenerationen. *A* das erste Blatt, welches im Beginn der Vegetationsperiode über den Boden kommt; die Lamina hat hier nur einen rechten und einen linken Lappen; *B* ein späteres Blatt derselben Pflanze mit weiter fortgeschrittener Verzweigung der Lamina; jeder Seitenlappen verzweigt sich nur auf seiner Aussenseite.

noch die Andeutungen der Zweige in Form von Zähnen erkennen lässt; die Art der Verzweigung ist dann an dem Verlauf der stärkeren Nerven zu erkennen.

Der Vorgang der Verzweigung selbst, sofern diese monopodial ist, findet ein ebenso einfaches als klares Beispiel in der Zipfelbildung der Wasserblätter bei Salvinia (*w* und *zz* in Fig. 98), die zugleich zeigt, dass sich die Verzweigung des Blattes von der des Stammes nicht wesentlich unterscheidet; dasselbe zeigt die Anlage der gefiederten Blätter von Robinia; die Mittelrippe des Blattes wächst hier wie eine Axe an ihrer Spitze fort und erzeugt unter dieser rechts und links in acropetaler Ordnung vielzellige Hügel, welche sich zu den elliptischen Blättchen ausbilden. Bei Aralia spinosa (wo Nägeli die Blattentwickelung studirte[1]) bildet jeder Seitenzweig des noch ganz aus Meristem bestehenden Blattes, sofort in acropetaler Ordnung aufsteigend, seine Seitenzweige zweiter Ordnung, an denen in ähnlicher Weise die der dritten Ordnung auftreten. Sowie bei den blättertragenden Sprossen ein acropetal angelegtes System die Form einer Dolde annimmt, wenn die Seitensprosse nicht auseinanderrücken, weil zwischen ihnen das Wachsthum der sie erzeugenden Axe unterbleibt, so kann auch ein der Anlage nach gefiedertes Blatt sich in ein gefingertes umwan-

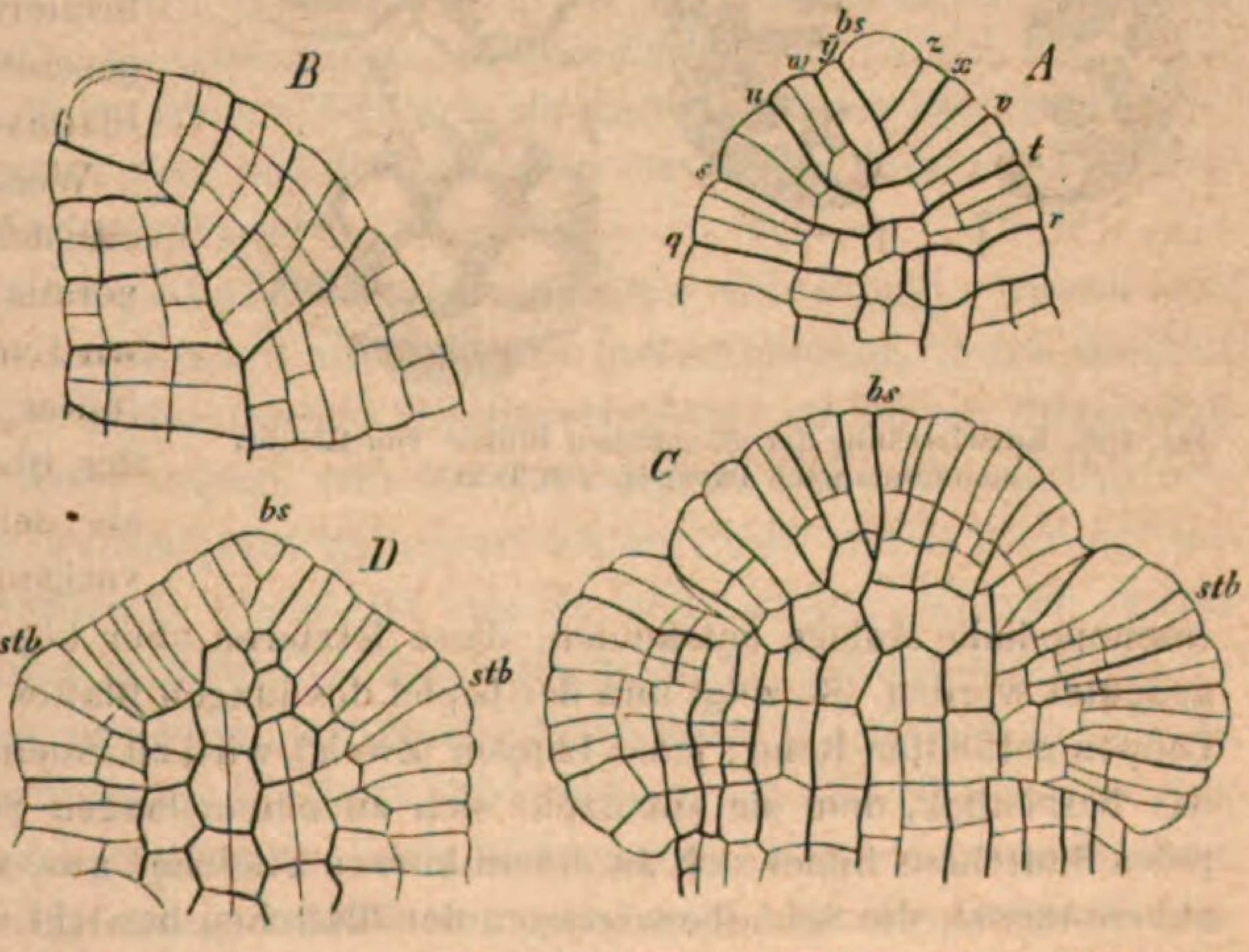


Fig. 135. Entwickelung des Blattes von Marsilia Drummondi, *A*, *D*, *C* von der Innenfläche aus gesehen, *B* Längsschnitt senkrecht auf *A*. — *q*, *r*, *s*, *t*, *u*, *v*, *w*, *x*, *y*, *z* sind die Segmente der Scheitelzelle in *A*. Uebrigens s. den Text.

1) Pflanzenphysiol. Unters. von Nägeli und Cramer (Heft II).

deln, wenn die Blattaxe, an welcher die Blättchen sitzen, sich nicht streckt. Eine eingehendere Schilderung dieser Verhältnisse würde uns jedoch zu weit führen, einige Beispiele werden genügen; ich wähle absichtlich zwei Fälle, bei welchen man aus dem fertigen Zustand nicht leicht die Art und Weise der ersten Anlage errathen würde. Zunächst die Entwickelung des Blattes von Marsilia Drummondi, welche ich der ausführlichen Darstellung Johannes Hanstein's (Jahrb. f. wiss. Bot. IV) entlehne. Das Blatt entsteht aus *einer* Zelle des Stammendes, welche als Scheitelzelle fungirend, durch Bildung zweier Segmentreihen die rechte und linke Blatthälfte erzeugt; jedes Segment erfährt weitere Theilungen, deren Verlauf aus Fig. 135 *A* und *B* hinreichend erhellt; so entsteht ein mit Scheitelzelle fortwachsender, von hinten nach vorn gekrümmter Kegel von Urmeristem, das junge Blatt; hat dieser eine gewisse Höhe erreicht, so verbreitert er sich nach rechts und links (*D*) unterhalb der noch fortwachsenden Spitze; an zwei Puncten *stb*, *stb* (in *D*) springt der Rand, der übrigens am ganzen Umfang fortwächst, stärker vor; es sind diess die Anfänge zweier seitlicher Blättchen (Zweige des Blattes), die, ohne eine bevorzugte Scheitelzelle zu haben, nun für sich fortwachsen, zumal ihren freien Rand verbreitern (*stb* in *C*). Während diess geschieht, hört die Scheitelzelle der Blattaxe (*bs*) auf, sich in der früheren Weise zu theilen; ihr Wachsthum eilt dem der Umgebung nicht mehr voraus, die frühere Spitze des Blattes wird von den rechts und links neben (unter) ihr liegenden Stellen des Randes überholt; diese entwickeln sich als seitliche Zweige dicht über den vorigen; jene waren durch seitliche (monopodiale) Anlage entstanden, diese letzteren aber können als Folge einer Dichotomie gedeutet werden. So zeigt nun der Gipfel des jungen Blattes bald einen verbreiterten in vier Lappen getheilten Rand; jeder Lappen (Zweig) wird zu einem Blättchen (Foliolum), während das Basalstück, dem sie aufsitzen, sich zu einem langen Stiel entwickelt; das Basalstück jedes Blättchens bildet sich zu einem kurzen Stielchen aus, welches periodisch sich auf und abkrümmend, die Schlafbewegungen der Blättchen bewirkt. — Die Staubblätter in den Blüthen der Phanerogamen verzweigen sich zuweilen, und zwar nicht immer in einer Ebene, wie das Beispiel Figur 136 zeigt. Die Figur stellt die Entwickelung der Staubblätter bei Ricinus communis nach Payer (Organogènie de la fleur 1857) dar. — *I* zeigt das Deckblatt *b*, welches der Axe der Inflorescenz angehört, und aus dessen Axel der die Blüthe bildende Spross entspringt; er bildet unter der Blüthe *s* zwei Vorblätter, in deren Axeln Knospen entstehen; die junge Blüthe besteht hier aus dem dick angeschwollenen Ende des kurzen Zweiges, unter welchem die Kelchblätter als fünf kleine Wülste entstehen; in *II* sind sie

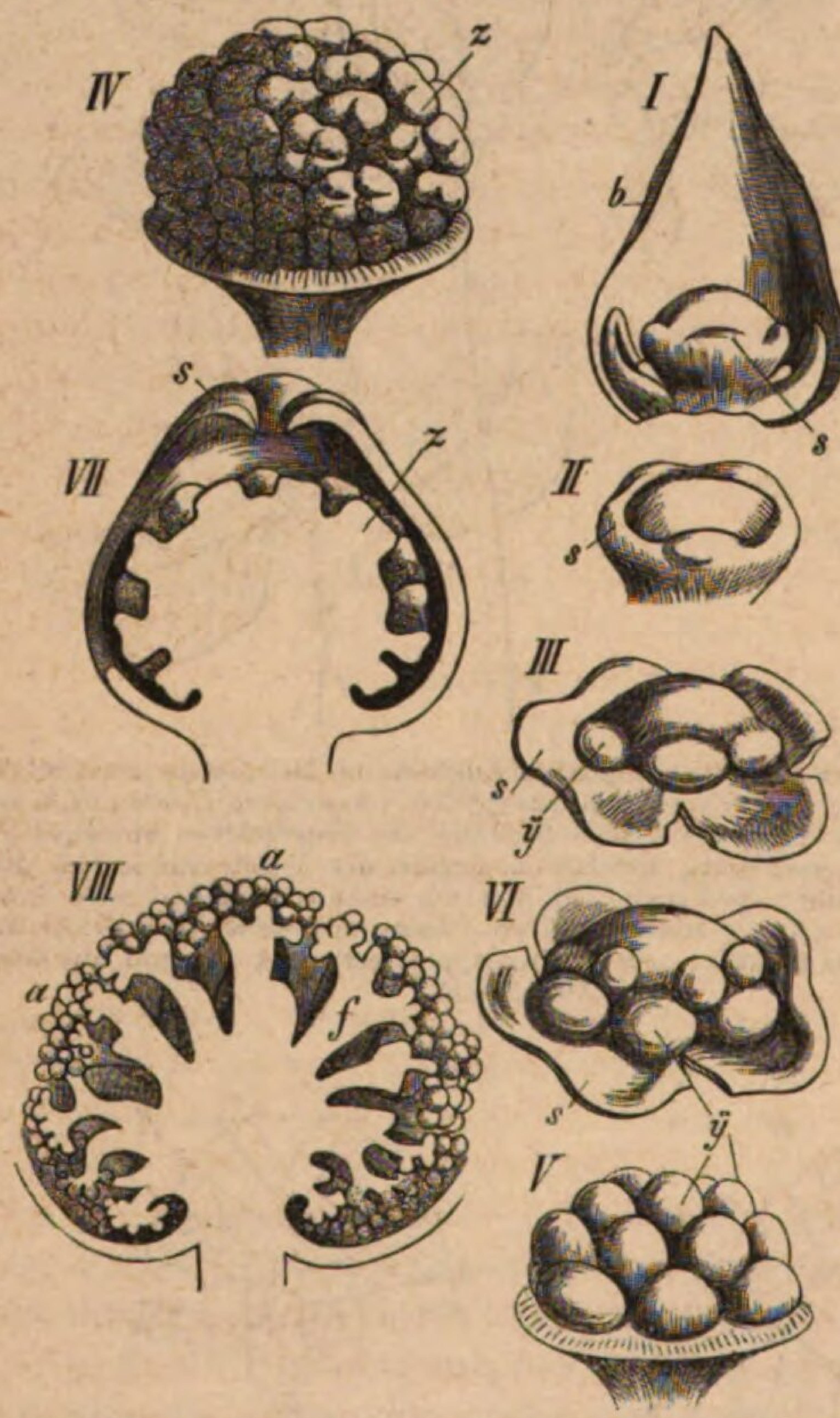


Fig. 136. Entwickelung der männlichen Blüthe von Ricinus communis nach Payer (s. den Text).

schon weiter entwickelt, in den folgenden Figuren sind sie überall mit *s* bezeichnet. In *III* ist schon ein Quirl von fünf rundlichen Warzen (*y*) entstanden, welche mit den Kelchzipfeln alterniren, in *VI* ein zweiter, in *V* ein dritter Quirl ähnlicher Protuberanzen (*y*), die sich noch vermehren. Jede einzelne Protuberanz (aus kleinzelligem Urmeristem bestehend) ist der Anfang eines verzweigten Staubblattes; in Fig. *IV* zeigen die älteren, unteren Protuberanzen schon vier, die jüngeren erst zwei Hervorragungen, deren jede als Zweig zu betrachten ist; *VII* zeigt den Längsschnitt einer Blüthenknospe, worin (*z*) die Staubblätter mit beginnender Verzweigung dem kugelig angeschwollenen Ende der Blüthenaxe aufsitzen; in *VIII* ist die Verzweigung schon weiter gediehen, das die Zweige tragende Stück jedes Staubblattes (*f*) beginnt sich zu verlängern, um das gemeinsame Filament zu bilden, während am Ende jedes Zweiges eine kugelige Anschwellung die Bildung der Anthere andeutet.

Die Verzweigungen des einzelnen völlig entwickelten Blattes liegen gewöhnlich in einer Ebene, sowie auch die nicht verzweigten Blätter ihre Lamina meist in einer solchen entfalten; gewöhnlich steht diese Ebene senkrecht auf dem radialen Längsschnitt, den man durch den Insertionsmittelpunct des Blattes durch den Stamm legt. Indessen zeigt das zuletzt angeführte Beispiel, dass die Verzweigung des Blattes auch in verschiedenen Ebenen erfolgt; sehr auffallend ist diess bei den Ophioglosseen, wo jedes Blatt sich in zwei auf einander senkrechten Ebenen verzweigt; aus dem bereits vorhandenen Basalstück des jungen Blattes sprossen zunächst in einer zum Stamm radialen Ebene zwei Zweige hervor; der dem Stamm zugekehrte erzeugt später die Sporangien, der andere bleibt steril; bei Botrychium verzweigt sich sowohl der eine wie der andere fiederig in einer zur vorigen rechtwinkeligen Ebene. Wenn die Basis eines Blattes sich rechts und links am Querschnitt des Stammes hinzieht, und es treten neben der Mittellinie des Blattes aus dieser verbreiterten Insertion Auszweigungen hervor, so werden sie als Stipulae oder Nebenblätter bezeichnet, sie werden nicht selten grösser als das übrige Blatt und können gleich diesem alle möglichen Formen haben, und sich am Blattstiel hinaufziehen oder ganz isolirt neben diesem erscheinen. Von den Nebenblättern sind die Ligulargebilde wohl zu unterscheiden; sie wachsen an der dem Stamm zugekehrten Fläche des Blattes hervor und sind gewöhnlich häutig; sie finden sich in ihrer typischen Form bei den Gräsern an der Stelle, wo die Lamina des Blattes von seiner stengelumfassenden Scheide abbiegt, ähnlich bei Allium Cepa; bei Isoëtes und anderen Kryptogamen kommen sie tiefer unten am Blattgrunde vor. Dem entsprechend treten zuweilen auch auf der Rückseite der Blätter Auswüchse hervor, wie an den Staubblättern von Asclepias syriaca.

§ 22. **Anordnung acropetal wiederholter Glieder.** Wenn ein Thallom, Stamm, Blatt oder eine Wurzel am Scheitel fortwachsend, unter diesem wiederholt seitliche unter sich gleichnamige Glieder erzeugt, so zeigen diese eine gewisse Regelmässigkeit der Anordnung, welche auf allgemeinere Wachsthumsgesetze hindeutet, ohne dass es bis jetzt gelungen wäre, diese selbst klar zu erkennen und präcise zu formuliren. Diess ist um so schwieriger, als die ersten Anlagen seitlicher Glieder ganz gewöhnlich nachträgliche Verschiebungen erleiden; die Stellungsverhältnisse in vorgerückteren Entwickelungszuständen sind in vielen Fällen, zumal bei den meisten Blättern, abzuleiten aus den Stellungen der ersten Anlagen und den nachträglichen Verschiebungen; diese letzteren aber können schon ausserordentlich zeitig eintreten, wodurch die Einsicht in die Wachsthumsvorgänge sehr erschwert wird.

Um die hier zu betrachtenden Thatsachen auf möglichst einfache Ausdrücke zu bringen, ist es nöthig, uns zunächst über den Gebrauch einiger Termini zu verständigen, und es ist dabei nachdrücklichst hervorzuheben, dass dieselben einstweilen einen rein geometrischen Sinn haben, dass dadurch noch nichts über die Wachsthumsvorgänge selbst ausgesagt wird.

Die seitlichen Glieder können an dem sie erzeugenden Axenorgan (welches ein Stamm, eine Blattmittelrippe oder eine Mutterwurzel sein kann) entweder einzeln oder in Quirlen stehen; jenes findet statt, wenn auf je einem Querschnitt des axilen Gebildes nur je ein seitliches Glied steht; ein Quirl wird gebildet von gleichnamigen, auf demselben Querschnitt eingefügten seitlichen Gliedern.

Eine gerade Reihe (Orthostiche) ist vorhanden, wenn die Ansatzpuncte von zwei oder mehr gleichnamigen Gliedern von einem radialen Längsschnitt des erzeugenden Axengliedes getroffen werden. Der geradreihigen Anordnung stelle ich die ausweichende entgegen; sie ist dann vorhanden, wenn alle gleichnamigen Glieder an einem Axengebilde so angeordnet sind, dass kein radialer Längsschnitt durch dieses mehr als ein Glied trifft, wenn also keine geraden Reihen vorhanden sind. Bei diesen Definitionen wird unter Ansatzpunct eines seitlichen Gliedes der Mittelpunct seiner Insertionsfläche verstanden.

Wenn ein Axengebilde an seinem fortwachsenden Ende in acropetaler Folge nach verschiedenen Seiten hin wiederholt neue seitliche Glieder bildet, so ist es eine nothwendige geometrische Folge, dass eine auf der Aussenfläche des Axengebildes hinführende Linie, welche die Glieder ihrer Altersfolge nach verbindet, eine Schraubenlinie darstellt, vorausgesetzt, dass die Oberfläche des Axengebildes cylindrisch oder kegelförmig ist oder gedacht wird; wird die conische Oberfläche des letzteren auf eine zur Axe des Kegels rechtwinkelige Ebene (Querschnitt) projicirt, so nimmt die genannte Schraubenlinie die Form einer Spirale an. Bei Stämmen ist es nicht selten, dass das Ende vermöge des stärkeren Wachsthums peripherischer Gewebe, eine Ebene darstellt, auf welcher dann die Blätter spiralig angeordnet sind; wenn die jungen Stammtheile sich aber strecken, so wird die Spirale in eine Schraubenlinie auseinander gezogen. Es ist daher ziemlich gleichgiltig, ob man bei derartigen Betrachtungen von spiraliger oder schraubiger Anordnung redet. Statt die gleichnamigen Glieder ihrer Altersfolge nach durch eine Spirale zu verbinden, ist es für manche Betrachtungen eine Erleichterung, die successiven Querschnitte des Axengebildes, an denen die seitlichen Glieder inserirt sind, durch concentrische Kreislinien auszudrücken, derart, dass jeder relativ äussere Kreis einen tieferen (älteren), jeder relativ innere Kreis einen höheren (jüngeren) Querschnitt bezeichnet, und an diesen Kreisen die Insertionspuncte zu verzeichnen (vergl. Fig. 108).

Die Spirale, welche die Blätter oder andere seitliche Glieder ihrer Altersfolge nach verbindet, kann als »Grundspirale« unterschieden werden, da man noch andere Verbindungen durch Schraubenlinien und Spiralen vornehmen kann, ohne Rücksicht auf die Altersfolge. Bei dicht gedrängtem Stand der seitlichen Glieder wird das Auge zuweilen unwillkürlich genöthigt, die Grundspirale zu verfolgen, in vielen Fällen aber ist diese nicht zu bemerken, sondern das Auge folgt unwillkürlich anderen Schraubenlinien, die, je nachdem man die Aufmerksamkeit bald in der einen, bald in der anderen Richtung verstärkt, rechts- oder linksläufig, beide aber in bestimmter Zahl erscheinen. Aus diesen sogen. Parastichen, die z. B. an den Coniferenzapfen, an Sonnrosenköpfen u. s. w. hervortreten, kann durch einen arithmetischen Kunstgriff die Grundspirale herausgefunden werden [1].

1) Genaueres bei A. Braun: Vergleichende Untersuchung über die Ordnung der Schuppen an den Tannenzapfen u. s. w. Nova Acta Acad. C. L. N. C. T. XIV, Vol. I.

Auf einer Spirale oder einer Schraube können Puncte so verzeichnet werden, dass sie in einer oder mehreren geraden Reihen (in obigem Sinne) liegen; seitliche Glieder, welche eine spiralige Anordnung zeigen, können daher zugleich geradlinig (in Orthostichen) geordnet sein; auf einer Schraubenlinie können aber auch Puncte so verzeichnet werden, dass niemals zwei derselben in einen radialen Längsschnitt fallen; die schraubig (oder in der Projection spiralig) geordneten Insertionen seitlicher Glieder können also a priori auch zugleich ausweichend (im obigen Sinne) angeordnet sein. Ausweichende und geradreihige Stellung schliessen sich gegenseitig aus, beide können, wie man sieht, die Spiralstellung in sich einschliessen. Die äussere Form der seitlichen Glieder und die Niveauverhältnisse des Axengebildes können es mit sich bringen, dass das betrachtende Auge besonders auf die spiralige Anordnung oder vorzugsweise auf die geraden Reihen aufmerksam wird. Bei manchen Cactusarten, wo die Blattpolster stark hervortreten, wird das Auge sofort auf die geraden Reihen aufmerksam, die Polster verschmelzen nicht selten geradreihig, wodurch der Stamm drei-, vier- und mehrkantig erscheint, obgleich hier die Linie, welche die Blätter der Altersfolge nach verbindet, ebenfalls eine Schraubenlinie ist.

Denkt man sich die Ansatzpuncte seitlicher, gleichnamiger Glieder auf der Grundspirale oder auf concentrischen Kreisen (s. oben) verzeichnet, und zieht man vom Mittelpuncte aus zu den im Alter aufeinander folgenden Gliedern hin Radien, so schliessen je zwei aufeinanderfolgende Radien einen Centriwinkel ein, den man als die Divergenz der consecutiven Glieder bezeichnet. Statt des Winkels kann man natürlich auch den entsprechenden Kreisbogen nehmen und das Verhältniss in Bogen- oder Winkelgraden ausdrücken, oder man giebt an, der wievielte Theil des Kreisumfangs in der Divergenz enthalten ist. Wäre z. B. ein Blatt von dem nächstfolgenden um die Divergenz 120° entfernt, so beträgt dies $^1/_3$ des Kreisumfangs, und man sagt einfach: die Divergenz ist $^1/_3$. — Statt der einzelnen consecutiven seitlichen Glieder kann man auch die geraden Reihen in's Auge fassen, und ohne auf die Altersverhältnisse zu reflectiren, angeben, wie die geraden Reihen am Umfang des Axengebildes vertheilt sind. Die Seitenwurzeln stehen an ihren Mutterwurzeln immer in geraden Reihen; der Bogen der Querschnittsperipherie der Mutterwurzel, der zwischen zwei Seitenwurzelreihen liegt, ist die Divergenz derselben.

Wenn man bei spiralig geordneten Gliedern (z. B. Blättern) der Altersfolge nach die successiven Divergenzen vergleicht, so findet man dieselben häufig unter einander gleich; aber in vielen Fällen tritt an demselben Axengebilde eine Verschiedenheit der Divergenzen auf. Geht man von einer Axe auf eine Seitenaxe derselben über und versucht die Grundspirale auf diese hinüberzuführen, so tritt oft zwischen dem ersten Blatt des Seitensprosses und dem letzten der Mutteraxe plötzlich eine andere Divergenz ein, die man als Prosenthese bezeichnet. Dabei kann die Wendung der Spirale am Seitenspross dieselbe bleiben (homodrom sein) oder in die entgegengesetzte übergehen (antidrom werden).

Wenn an einem Axengebilde die Divergenzen einer hinreichenden Anzahl consecutiver Glieder gleich sind und die constante Divergenz ist ein aliquoter Theil des Umfangs der Axe, so müssen die Glieder in geraden Reihen stehen; ist die constante Divergenz z. B. $^1/_3$, so stehen die Glieder in drei geraden Reihen, nämlich

in der Reihe I die Glieder 1, 4, 7, 10, 13
in der Reihe II die Glieder 2, 5, 8, 11, 14
in der Reihe III die Glieder 3, 6, 9, 12, 15

und die Reihen selbst divergiren um $^1/_3$. — Gerade Reihen können auch dann noch vorhanden sein, wenn die successiven Divergenzen unter sich ungleich sind, aber in bestimmtem Rhythmus sich ändern; sind die Divergenzen der in ihrer Altersfolge betrachteten Glieder z. B. $^1/_3$, $^2/_3$, $^1/_3$, $^2/_3$, so erhält man zwei gerade Reihen, deren kleine Divergenz $^1/_3$, deren grosse Divergenz $^2/_3$ beträgt; einen complicirteren Fall zeigt die Anordnung der Blätter bei Salvinia (Fig. 108).

Die ausweichende Anordnung kann auf Ungleichheit der Divergenzen der successiven Glieder oder darauf beruhen, dass die constante Divergenz kein aliquoter Theil des Axenumfangs (d. h. zu diesem irrational) ist.

Bei den eigenthümlichen Formverhältnissen der Pflanzentheile ist es fast immer unmöglich, die Divergenzen direct zu messen, man muss sich meist damit begnügen, aus dem Vorhandensein und der Zahl der geraden Reihen auf die Constanz und Grösse der Divergenzen zu schliessen; aber selbst die Frage, ob man gerade Reihen oder ausweichende Anordnung vor sich habe, kann oft nicht genügend beantwortet werden (selbst dann, wenn man von Drehungen und Verschiebungen, die uns hier noch nicht interessiren, ganz absieht); ist die Divergenz ein Bruch mit grösseren Zahlen, so hat man es mit einer grossen Zahl von Gliedern und Umläufen der sie verbindenden Schraubenlinie zu thun, wodurch die Beurtheilung der fraglichen Verhältnisse sehr erschwert wird; wäre z. B. die wahre Divergenz seitlicher Glieder $^8/_{21}$, so steht erst das zweiundzwanzigste Glied über dem ersten, und es ist dann sehr misslich zu behaupten, dass die Insertionsmittelpuncte des ersten und des zweiundzwanzigsten Gliedes wirklich auf demselben radialen Längsschnitt stehen, man kann also auch nicht angeben, ob die (als unbekannt vorausgesetzte) Divergenz $^8/_{21}$ sei; ist die wahre, aber unbekannte Divergenz $^8/_{21}$, so kann es kommen, dass die Reihe z. B. mit dem fünfzehnten Gliede abschliesst und man hat nun überhaupt kein über dem ersten stehendes Glied; der Querschnitt durch eine Knospe mit fünfzehn Blättern würde dann sehr leicht den Schein erregen, als ob diese ausweichend angeordnet wären; man bleibt also über die wahre Anordnung, auch wenn es sich noch gar nicht um Wachsthumsverhältnisse, sondern um eine rein geometrische Orientirung handelt, leicht im Ungewissen.

Wenn die constante Divergenz der in ihrer Altersfolge betrachteten Glieder $^1/_2$ ist, so stehen sie in zwei geraden Reihen, welche beide in einem diametralen Längsschnitt des Axengebildes liegen; verbindet man die Glieder in diesem Falle ihrer Altersfolge nach durch eine Schraubenlinie (oder Spirale), so kann man diese von links unten nach rechts oben oder in der entgegengesetzten Richtung führen; in beiden Fällen umläuft die Schraubenlinie $^1/_2$ des Axenumfanges; es ist also in diesem Falle ganz gleichgiltig, auf welchem Wege man die Schraubenlinie durch die Ansatzpuncte der Glieder führt. Ganz anders ist es, wenn die constante Divergenz kleiner oder grösser ist als $^1/_2$; beträgt sie z. B. $^1/_3$, so kann man vom ersten Glied zum nächst jüngeren gelangen, indem man die Schraubenlinie auf dem kürzesten Wege hinführt, wobei man die Divergenz $^1/_3$ zurücklegt, oder man nimmt den entgegengesetzten Weg auf der anderen Seite des Axenumfanges und

hat dann die Divergenz $^2/_3$ zurückzulegen, bevor man vom ersten zum zweiten Blatt gelangt; man kann also in diesem Falle die kleine Divergenz $^1/_3$ oder die grosse Divergenz $^2/_3$ als Maass der seitlichen Entfernung der consecutiven Glieder wählen; die sie verbindende Schraubenlinie kann so geführt werden, dass sie zwischen je zwei Gliedern die grosse Divergenz überschreitet, oder so, dass sie, in entgegengesetzter Richtung gewunden, die kleine Divergenz überschreitet. Damit hängt für die räumliche Orientirung (die auch hier mit den Wachsthumsvorgängen an sich nichts zu thun hat) noch eine andere Bemerkung zusammen; ist die kleine constante Divergenz ein Bruch mit dem Zähler 1 (z. B. $^1/_2$, $^1/_3$, $^1/_4$) und nennt man die geraden Reihen der Glieder dem Laufe der Spirale folgend, die sie schneidet, I, II. III, IV, so steht das erste Glied in der Reihe I, das zweite Glied in Reihe II, das dritte Glied in Reihe III u. s. w.; ist dagegen der Zähler des Divergenzbruches grösser als 1, so tritt ein anderes Verhalten hervor, welches zumal bei entwickelungsgeschichtlichen Beobachtungen über Blattstellung (besonders auch an Blüthen) berücksichtigt werden muss, um sich rasch orientiren zu können. Wäre z. B. die constante Divergenz $^2/_5$, wie in Fig. 137; nennt man die geraden Reihen dem Laufe der sie schneidenden Spirale folgend I, II, III, IV, V, so steht offenbar das zweite Glied in der Reihe III,. das dritte Glied in der Reihe V, das vierte Glied fällt zwischen die Reihe I und III in die Reihe II und das fünfte Glied in die Reihe IV zwischen Reihe III und V; oder in anderen Worten, die Grundspirale überspringt indem sie der kleinen Divergenz $^2/_5$ folgt, immer eine gerade Reihe, um zum nächst jüngeren Gliede zu gelangen, oder sie übersteigt, indem sie der grossen Divergenz folgt, jedesmal zwei Reihen. — Für andere Divergenzen, wie $^3/_8$, $^5/_{13}$ u. s. w., wird der Anfänger die entsprechenden Verhältnisse sich leicht zurechtlegen können.

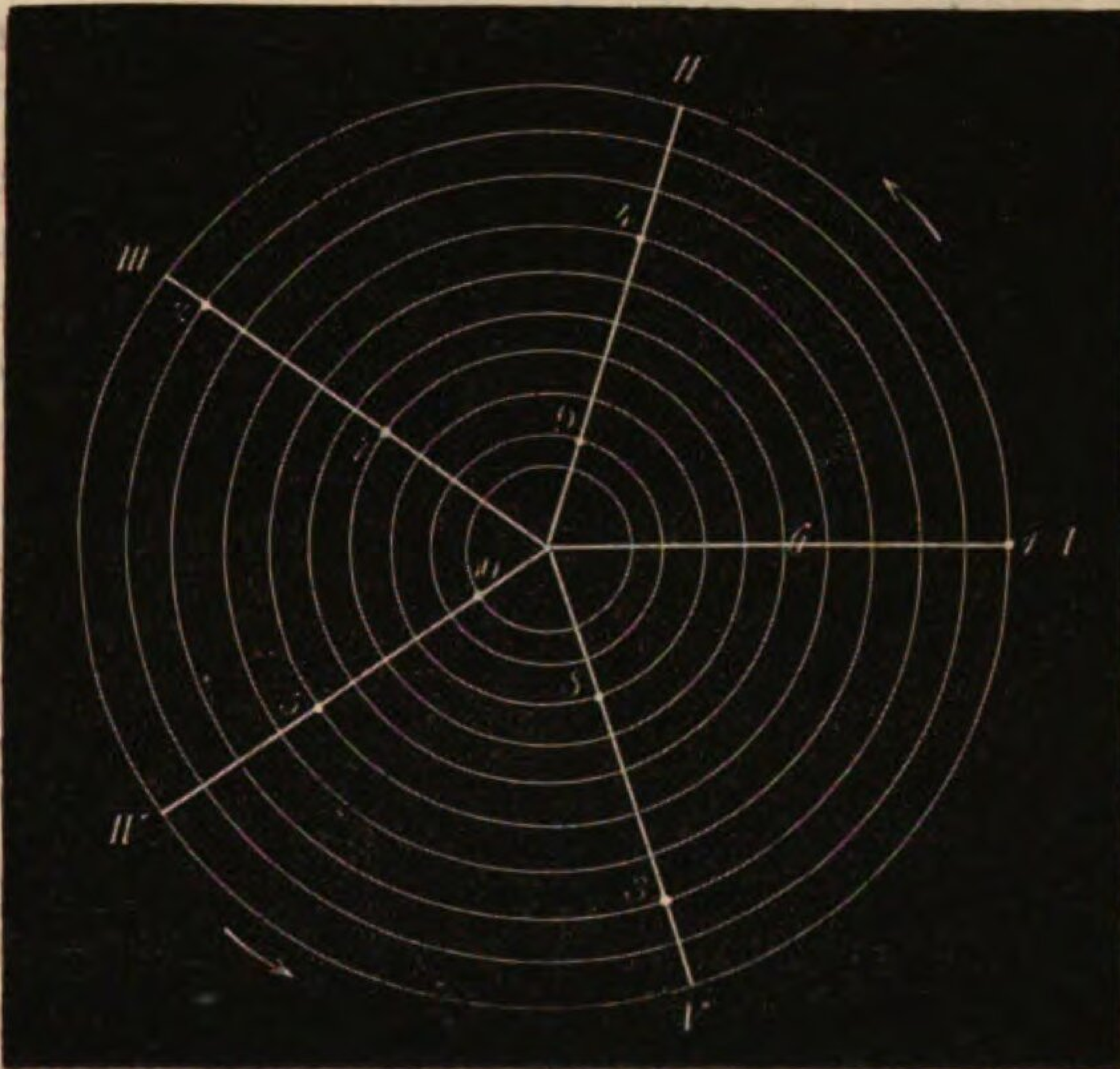


Fig. 137.

Die bisher gemachten Bemerkungen sind rein geometrischer Natur, sie sagen nichts aus über die Art und Weise der Wachsthumsvorgänge, durch welche ein gegebenes Stellungsverhältniss acropetal wiederholter seitlicher Glieder zu Stande kommt, ebensowenig wie die geometrische Construction einer Krystallfigur etwas aussagt über die wirkliche Entstehung und die inneren Eigenschaften des Krystalles. Damit man aber die physikalischen Eigenschaften der Krystalle beschreiben und verstehen könne, ist es nöthig, zunächst über die Begriffe von Axen, Winkeln, Flächen, Kanten a priori im Reinen zu sein; damit man die Gestaltungs-

vorgänge in der Pflanze aufsuchen könne, ist es ebenso nöthig a priori über die hier statthabenden räumlichen Verhältnisse sich aufzuklären, was hier indessen nur andeutungsweise geschehen konnte. Diese Bemerkung ist nicht überflüssig, da die Literatur [1]) hinreichend zeigt, wie oft man rein geometrische Betrachtungen mit morphologischen Forschungen verwechselt hat; im ersten Falle handelt sich's nur darum, die unmittelbar gegebenen räumlichen Verhältnisse festzustellen; in der Morphologie kommt es darauf an, zu erklären, wie diese räumlichen Verhältnisse, d. h. durch welche Wachsthumsvorgänge sie zu Stande kommen; auf diese Frage lässt sich gegenwärtig keine zusammenhängende Antwort geben, nur Bruchstücke der einstigen Theorie sind jetzt bekannt und auch diese müssen hier des Raumes wegen sehr kurz behandelt werden.

Die Aufgabe der Morphologie ist es, womöglich die mechanischen Ursachen aufzusuchen, durch welche der morphologische Ort der seitlichen Glieder bestimmt wird. Nun zeigt aber die Beobachtung, dass die bereits angelegten Glieder ihren Ort nachträglich auf zweierlei Weise verändern können, nämlich durch seitliche und longitudinale Verschiebung; jene kann eine Veränderung der ursprünglichen Divergenzen bewirken, die Steilheit der Grundspirale abändern, gerade Reihen in schraubige Reihen überführen und umgekehrt; die longitudinale Verschiebung kann aus vereinzelt angelegten Gliedern Quirle, aus quirlig gestellten Anlagen schraubige Anordnung der Glieder hervorrufen. Bei dem Studium dieser Erscheinungen kommt es wieder zunächst darauf an, die räumlichen Veränderungen festzustellen, sodann aber die Ursachen derselben aufzusuchen; die seitliche wie die longitudinale Verschiebung beruht auf Wachsthumsvorgängen, die entweder durch innere Ursachen oder durch äussere, wie einseitige Beleuchtung, die Lage der wachsenden Glieder zur Verticalen, Druck umgebender Theile verändert werden. Aus der Kenntniss dieser Verhältnisse aber folgt noch nichts über die Ursachen, durch welche die ursprüngliche Anlage der Glieder örtlich bestimmt wird; bei dem Studium der Verschiebungen nimmt man den Ort der ursprünglichen Anlage einstweilen als gegeben an, nun kommt es aber darauf an, auch die Frage zu beantworten, warum ein seitliches Glied am fortwachsenden Ende eines Axengebildes gerade hier und nicht anderswo angelegt wird.

Da, wie oben erwähnt, eine zusammenhängende theoretische Behandlung dieser Fragen bei dem gegenwärtigen Zustande der Lehre von den Stellungsverhältnissen nicht möglich ist, so beschränke ich mich darauf, die wichtigsten Fragen an einigen Beispielen zu erläutern; ich behandle zuerst A) die Blätter, setze zunächst den Ort der jüngsten Blattanlagen als bekannt voraus und betrachte einige Fälle der Verschiebung.

a) Die seitliche Verschiebung schon angelegter Blätter kann auf Torsion der Internodien oder auf verschiedener Intensität des Dickenwachsthums in tangentialer Richtung beruhen. Die Werthe solcher Verschiebungen brauchen nur sehr gering zu sein, um namhafte Veränderungen der Blattstellung zu bewirken; so genügt eine seitliche Verschiebung um neun Bogengrade des Umfangs, damit die Divergenz $^2/_5$ in die Divergenz $^3/_8$ übergehe, eine Verschiebung um 1,3°, damit die Divergenz $^5/_{13}$ in die $^8/_{21}$ übergeführt

1) z. B. die Arbeiten der L. und A. Bravais (»über die geometrische Anordnung der Blätter und Blüthenstände« übers. von Walpers. Breslau 1839).

werde. Ebenso braucht sich ein Internodium nur um $^1/_{65}$, $^1/_{104}$, $^1/_{273}$, $^1/_{442}$ des Umfanges zu drehen, so verwandelt sich die Divergenz $^5/_{13}$ in $^2/_5$, $^3/_8$, $^8/_{21}$, $^{13}/_{34}$.

Ein sehr lehrreiches Beispiel seitlicher Verschiebung der Blätter durch Torsion des Stammes zeigt Pandanus utilis. In der dicht belaubten Krone fallen dem Auge sofort drei unter sich parallele Schraubenlinien auf, welche von den Blättern gebildet werden; die Querschnitte durch die Knospe zeigen aber, dass die jungen und jüngsten Blätter daselbst in drei völlig geraden Reihen stehen, die Divergenz der Blätter ist $^1/_3$; wenn der Stamm nach der Anlage der Blätter geradlinig fortwüchse, so müsste die ganze Blätterkrone aus drei der Stammaxe parallelen Blattreihen mit der Divergenz $^1/_3$ bestehen; diese Anordnung würde durch Fig. 138 *A* veranschaulicht, wo drei auf einem Cylinder verzeichnete geradlinige Streifen *I*, *II*, *III* die geraden Blattreihen, die Schraubenlinie aber die Grundspirale der Blätter angeben; wo die Schraubenlinie die geraden Reihen schneidet, sind die Insertionspuncte der Blätter mit Zahlen 1, 2, 3 . . verzeichnet. Allein so ist es nur am Gipfel des Stammes, weiter abwärts geht jede gerade Reihe in eine Schraubenlinie über, wie es Fig. 138 *B* darstellt. Denkt man sich den Cylinder in *A* aus einer zähen Substanz geformt, unten festgehalten und oben um seine eigene Axe gedreht, so würde diese Torsion bewirken, dass jeder der geraden Streifen sich in einen schraubigen Streifen an der Cylinderfläche verwandelte; die Windungen der Grundspirale würden dabei nothwendig an Steilheit abnehmen, wenn die Drehung im Sinne dieser Spirale erfolgt. Wir hätten nun neben der Grundspirale, welche die Blätter ihrer Altersfolge nach verbindet, noch drei Schrauben, deren Windungen viel steiler sind als bei jener; die Form der Blätter unserer Pflanze und die Kürze der Internodien bringt es mit sich, dass dem betrachtenden Auge sofort die letzteren, aber nicht die Grundspirale sichtbar werden. Die Torsion des Cylinders, durch welche wir Fig. *A* in *B* überführten, würde am Stamme von Pandanus utilis durch Wachsthumsvorgänge hervorgerufen werden, welche unterhalb der jüngsten Blätter sich geltend machen; die Stammspitze selbst sammt den an ihr sitzenden Blättern muss dabei um ihre Axe rotiren. In Fig. 139 sind die Verhältnisse von Fig. 138 *B* in der Horizontalprojection dargestellt, die Internodien durch Kreise angedeutet, die Grundspirale weggelassen und, um die Deutlichkeit zu erhöhen, die Torsion so gering angenommen, dass jede gerade Blattreihe nur den Anfang zu einer Spirale macht; die gerade Reihe *I* ist in die Spirale *I'*; die gerade Reihe *II* in *II'*, *III* in *III'* übergeführt. Ganz ähnlich wie bei Pandanus utilis sind die Verschiebungen der nach $^1/_3$ gestellten Blätter von Cyperus alternifolius; am Gipfel eines langen blattlosen Schaftes trägt diese Pflanze eine Krone von Blättern, die durch kurze 1—2 Mill. hohe Internodien getrennt sind. Die drei Spiralen, die bei Pandanus so sehr auffallen, sind hier weniger bemerklich, bei einiger Aufmerksamkeit aber findet man sie leicht und dann erscheint die Blattkrone in der Scheitelansicht nach dem Schema Fig. 139 gebildet. Der die Blätter tragende Stammtheil ist hier zuweilen dünn und weich und dann gelingt es



Fig. 138.

leicht, die Blätter jeder Spirale aufeinander zu legen, was eine Torsion der Internodien herbeiführt; bringt man so die Blätter der drei Reihen wieder in ihre ursprüngliche geradlinige Stellung zurück, so wird die bei dem Wachsthum eingetretene Torsion durch eine in entgegengesetzter Richtung künstlich ausgeglichen.

Sind die Internodien eines Stammes lang und dünn, wie bei windenden Pflanzen (Ipomaea purpurea, Phaseolus multiflorus, Humulus Lupulus), so erkennt man die stattgehabte Torsion leicht an den vorspringenden Kanten der Internodien; aber eine dem Auge auffallende Anordnung der Blätter wird hier nicht bemerklich, wie bei Pandanus, eben weil die Entfernungen zwischen diesen zu gross sind, um ein Gesammtbild der Stellungsverhältnisse zu Stande kommen zu lassen.

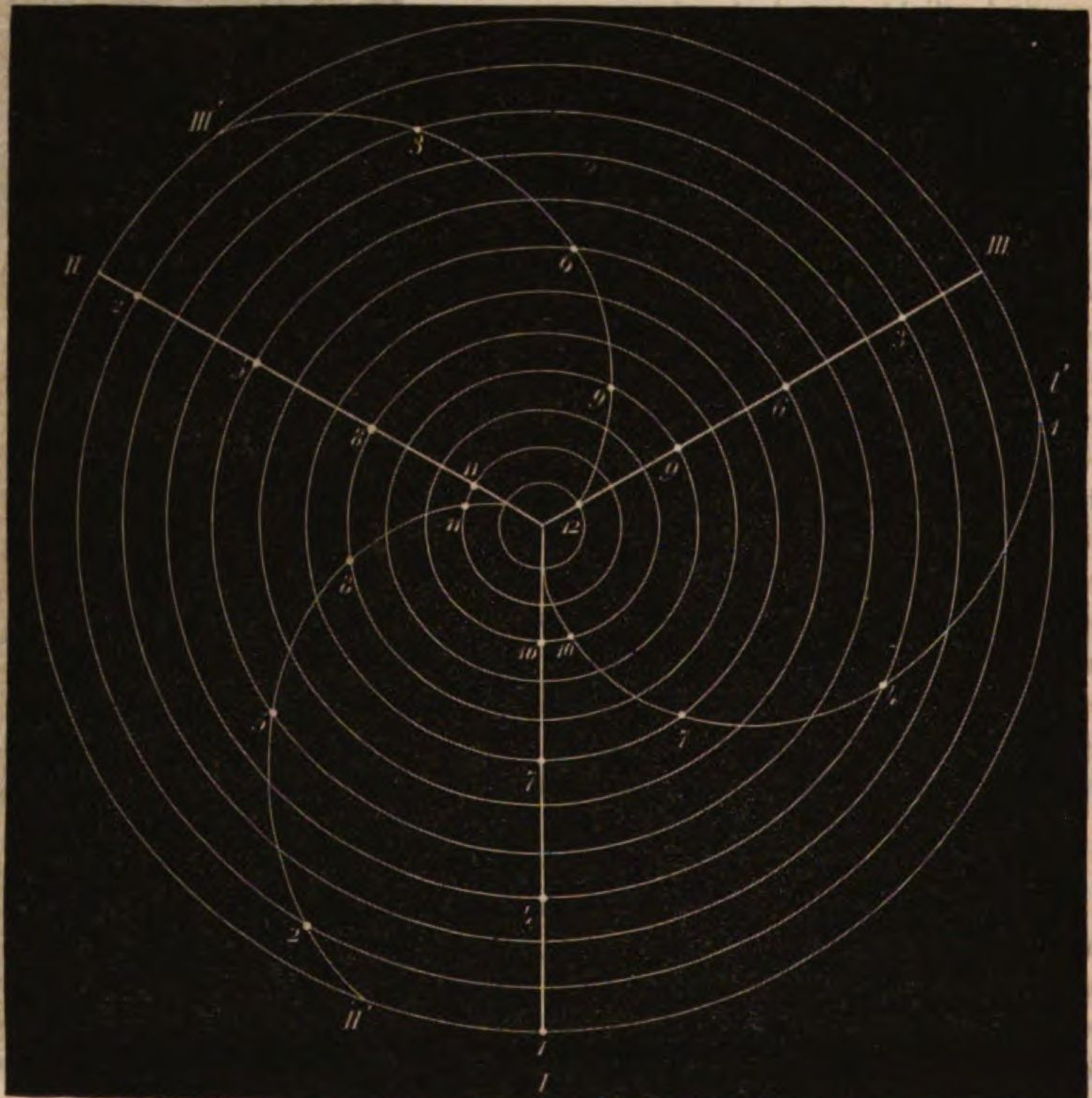


Fig. 139.

Es ist eine der Beachtung werthe Thatsache, dass derartige Torsionen und seitliche Verschiebungen bei Stämmen mit zweizeiliger Blattstellung wie es scheint sehr selten sind; bei Phormium tenax und vielen Irisarten würde selbst eine leichte Torsion des Stammes an den dicht gestellten zweizeiligen Blättern sofort bemerklich sein; an Aloineen mit zweizeiligen Blättern scheint seltener Torsion des Stammes aufzutreten, die dagegen bei den dreizeiligen oft bemerklich wird; ähnlich ist das Verhalten bei Moosen mit zweizeilig angelegten Blättern, wie Fissidens und bei Farnen; auch die Florideen mit zweizeiligen Thalluszweigen zeigen keine Torsionen.

Nehmen wir nun an, dass die seitliche Verschiebung, die bei Pandanus utilis erst ziemlich spät nach der Anlage der jüngsten Blätter eintritt, schon viel früher erfolge, wenn die Blätter eben erst angelegt werden, so würde man von der ursprünglichen geradreihigen An-

ordnung selbst am Stammende nichts mehr wahrnehmen, die Blätter würden auf einem Querschnitt der Knospe entweder drei spiralige Reihen bilden, oder je nach Umständen könnte auch diese Spur ihrer ursprünglichen Anordnung verloren gehen, ein Fall, den ich sofort an einem Beispiel seiner allgemeinen Wichtigkeit wegen zunächst schematisch erläutern will.

Ich setze einstweilen als Thatsache voraus, der blattbildende Stamm endige in einer dreiseitig pyramidalen Scheitelzelle (deren Querschnitt ein gleichseitiges Dreieck sei); diese letztere werde durch Wände getheilt, deren jede einer der drei Seitenwände der Scheitelzelle parallel sei; und drittens nehme ich als einfachsten Fall an, jedes Segment der Scheitelzelle bilde ein Blatt. Wenn unter diesen Voraussetzungen der Stamm geradlinig fortwächst und keine Torsionen eintreten, so müssen die Segmente der Scheitelzelle in drei geraden Reihen parallel der Stammaxe liegen; sie bilden aber zugleich eine Wendeltreppe, und jedes Segment ist vom folgenden um die Divergenz $^1/_3$ abgelenkt; da jedes Segment ein Blatt bildet, so stehen diese in drei geraden Reihen und zugleich in einer Spirale unter der Divergenz $^1/_3$. — Nun setzen wir aber den Fall, dass die Scheitelzelle des fortwachsenden Stammes um die Längsaxe desselben, die zugleich ihre eigene Längsaxe ist, sich drehe, langsam rotire. Wenn nun die rotirende Scheitelzelle wie früher auch jetzt durch Scheidewände getheilt wird, deren jede einer Seitenwand parallel ist, so müssen die Segmente im Allgemeinen in drei spiraligen, statt in drei geraden Reihen liegen, und wenn jedes Segment wieder ein Blatt bildet, so gilt dasselbe von den Blättern. Die drei Blattspiralen können aber unter Umständen derart gewunden sein, dass es dem betrachtenden Auge unmöglich wird sie zu erkennen, wenn man von dem Gang der Ereignisse nicht im Voraus unterrichtet ist. Wir wollen einen solchen Fall construiren. Nehmen wir an, in Fig. 140 sei *a*, *b*, *c* der gleichseitig dreieckige Querschnitt der Scheitelzelle. Sie habe ein Segment parrallel zur Seite *a b* gebildet und dieses Segment erzeugt ein Blatt, dessen morphologischer Ort durch den Punct 1 im Umkreis des Stammes angegeben sei. Würde die Scheitelzelle keine seitliche Verschiebung erleiden, so könnte das zweite Blatt im Punct 2 stehen; das dritte Blatt im Punct 3; allein wir nehmen an, dass während der Zeit zwischen der Bildung des ersten und zweiten Segments (und der entsprechenden Blattanlagen) die Scheitelzelle selbst eine Drehung erfahre und zwar um einen Winkel von 24⁰. Die Scheitelzelle gewinnt so die Lage *α β γ*; die Seite *b c* kommt nach *β γ*; dadurch kommt das zweite der Seite *β γ* parallele Segment (und Blatt) an den Ort 2′ zu stehen; ebenso dreht sich ferner die Scheitelzelle um 24⁰ Grad weiter, bevor das Segment an der dritten Seite gebildet wird; dadurch kommt das dritte Blatt um zweimal 24⁰ seitwärts von derjenigen Stelle (3) zu stehen, welche es ohne die Drehungen der Scheitelzelle eingenommen hätte, es kommt nach 3′; geht das in derselben Weise fort, so kommt das vierte Blatt, statt über 1, an den Ort 4, das fünfte Blatt,

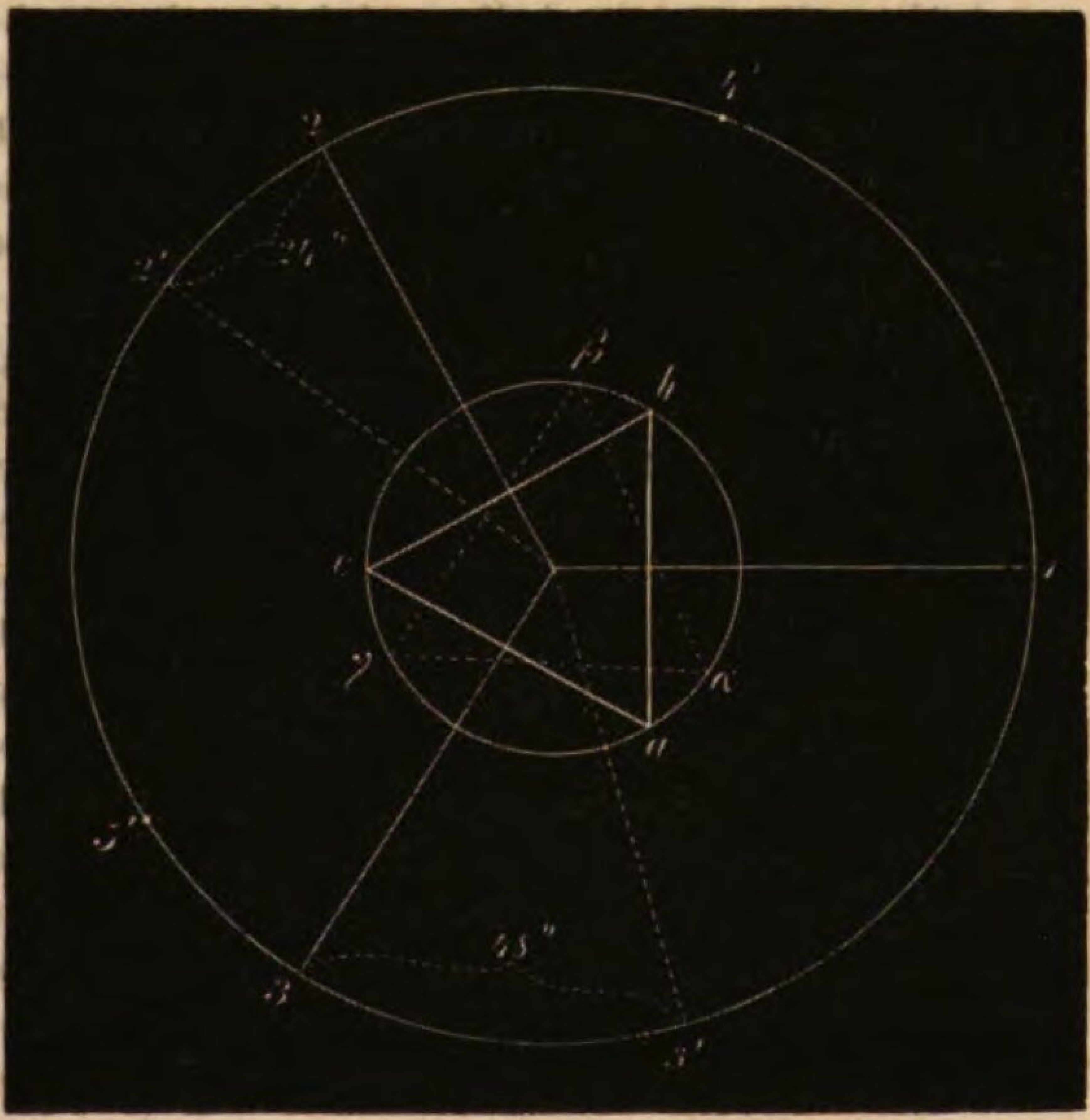


Fig. 140.

statt über 2 nach dem Ort 5 zu stehen. — Hätte sich die Scheitelzelle während der Bildung der Segmente und Blätter nicht gedreht, so würden diese die Divergenz $1/3$, d. h. 120^0 haben; da sie sich aber in der Zeit zwischen je zwei Segmentbildungen immer um 24^0 dreht, so divergirt das zweite Blatt vom ersten um $120^0 + 24^0 = 144^0$, ebenso divergirt das dritte Blatt vom zweiten um 144^0 und so bleibt die Divergenz constant 144^0, so lange nämlich die Drehungsgeschwindigkeit der Scheitelzelle dieselbe bleibt. Die Divergenz 144^0 ist aber $= 2/5$ des Umfangs; demnach findet sich, dass die Divergenz $1/3$ in die $2/5$ übergeht, wenn die Scheitelzelle zwischen je zwei Theilungen um 24^0, d. h. um $1/15$ des Umfangs sich dreht, vorausgesetzt, dass jedes Segment ein Blatt bildet. Von den drei geraden Blattreihen, welche der dreiseitigen Scheitelzelle entsprächen, ist nichts mehr zu erkennen; könnte man aber die Drehungen rückgängig machen, so würde man die drei geraden Reihen wieder erhalten; es sind auch jetzt gerade Reihen vorhanden, wenn eine hinreichende Blätterzahl gebildet wird, aber es sind jetzt fünf Reihen mit der Divergenz $1/5$. — Hätte sich dagegen die Scheitelzelle jedesmal um $1/24$ des Umfangs gedreht, bevor sie wieder ein Segment bildete, so wäre die Divergenz $1/3$ in die Divergenz $3/8$ übergegangen. Nehmen wir ferner an, die Drehung der Scheitelzelle sei anfangs $= 0$ gewesen, später hätte sie zwischen je zwei Theilungen $1/15$, dann $1/24$ des Umfangs betragen, so würde derselbe Stamm unten die Blätter nach $1/3$, weiter oben nach $2/5$, noch höher oben nach $3/8$ geordnet zeigen. Dieser und ähnliche Fälle sind wirklich zu beobachten. Fragt man nun, ob die oben gemachten Voraussetzungen sich irgendwo realisirt finden, so scheint es nach den Untersuchungen Nägeli's und Hofmeister's bei den Moosen der Fall zu sein; dort ist meist eine dreiseitig pyramidale Scheitelzelle vorhanden, die durch Scheidewände parallel zu ihren drei Seiten Segmente bildet, deren jedes ein Blatt erzeugt; dennoch ist die Blattstellung meist nicht dreizeilig geradreihig, sondern es kommen die Divergenzen $2/5$, $3/8$, $5/13$, $8/21$ u. s. w. vor, was sich dann aus Verschiebungen der angegebenen Art erklärt. In unserer Construction findet sich nun aber noch eine Hypothese, nämlich die Annahme, dass irgend eine Ursache thätig ist, durch welche die Scheitelzelle in jene rotirende Bewegung versetzt wird, während sie sich zugleich durch die Verlängerung des Stammes geradlinig fortbewegt. Hofmeister nimmt an, dass bei den Moosen und in anderen Fällen das Breitenwachsthum der Blattbasen zerrend und stossend auf das Stammgewebe einwirkt, was, wenn es bei allen Blättern in gleichem Sinne geschieht, eine beständige Drehung des Scheitels herbeiführen muss; doch gestehe ich, dass mir das Einzelne seiner betreffenden Darstellung nicht hinreichend klar geworden ist, um seine Ansicht in Kürze wiedergeben zu können. — Kehren wir zu unserer Construction zurück [1]), so leuchtet ein, dass die Verhältnisse, auf die es hier ankommt, im Wesentlichen dieselben bleiben würden, wenn nicht jedes Segment der Scheitelzelle ein Blatt bildet, sondern nur gewisse Segmente, ein Fall, der vielleicht bei manchen Farnkräutern realisirt sein dürfte. Ebenso braucht nicht nothwendig eine deutliche Scheitelzelle da zu sein; besteht das Stammende aus vielen kleinen, gleichwerthigen Zellen, wie meist bei den Phanerogamen, so kann dennoch an der fortwachsenden Stammspitze die Tendenz bestehen, nach drei Seiten hin Blätter zu bilden, deren Stellung aber durch Verschiebungen eine ganz andere werden kann; tritt die Verschiebung sehr zeitig, d. h. sehr nahe am Scheitel ein, so wird es wie bei den Moosen den Anschein gewinnen, als ob die ursprünglichen Anlagen schon nach $2/5$, $3/8$, $5/13$ geordnet wären, tritt sie später ein, so kommen wir auf unseren Fall bei Pandanus utilis zurück, wo sich der Uebergang aus der dreizeilig geradreihigen Stellung in die schraubige verfolgen lässt.

Ueber die Ursachen der seitlichen Verschiebung lässt sich gegenwärtig nur vermuthungsweise reden; das Breitenwachsthum der Blätter wurde in diesem Sinne schon erwähnt; es

1) Die schon von Hofmeister hinreichend widerlegte Ansicht, als ob aus der Blattstellung gefolgert werden könne, das Wachsthum des Stammes verfolge den Weg der langen oder kurzen Divergenz, fällt natürlich durch die oben geltend gemachten Anschauungen von selbst weg. (Vergl. Hofmeister in Bot. Zeit. 1867 Nr. 5, 6, 7).

liesse sich noch anführen das Wachsthum der Fibrovasalstränge, die Gewebespannung zwischen Epidermis, Parenchym und Fibrovasalsträngen, oder allgemein zwischen äusseren und inneren Schichten; ferner die Schwerkraft, das Licht; letztere werden anders wirken, wenn der Stamm horizontal oder senkrecht wächst, anders, wenn er bedeutende Gewebespannungen frühzeitig oder spät zu Stande kommen lässt. Diese Verschiebungen können mit Torsion des Stammes verbunden sein oder nicht.

b) Die longitudinale Verschiebung macht sich im einfachsten Falle durch die ungleiche Länge der Internodien geltend. Gewöhnlich stehen die jüngsten Blattanlagen dicht über einander, die Länge der Internodien wird durch intercalares Wachsthum bestimmt, die anfangs dicht gedrängten Blätter treten, gewissermaassen durch Einschiebung längerer Stammstücke zwischen je zwei Blätter, weiter auseinander. Geschieht diess bei den consecutiven Gliedern in gleichem Maasse, so sind die definitiven Entfernungen der Blätter gleich, die Grundspirale hat dann in allen ihren Windungen um den Stamm dieselbe Steilheit. Es kommt aber auch häufig vor, dass die Internodien verschiedene Längen annehmen, und für diesen Fall fassen wir sofort eines der wichtigsten Vorkommnisse in's Auge: die Entstehung unechter Quirle[1]). Auch hier mag sofort ein bestimmtes Beispiel zur Erläuterung dienen. Angenommen eine fortwachsende Stammspitze bilde Blätter nach der Divergenz $^1/_3$; die anfangs dicht übereinander stehen; bei dem intercalaren Wachsthum der Internodien aber sollen sich beispielsweise nur die ersten vier Internodien strecken, ihnen gehört das erste, zweite, dritte und vierte Blatt an, diese vier Blätter, von denen das vierte über dem ersten steht, sind also durch grössere Zwischenstücke von einander entfernt; aber das fünfte und sechste Internodium sollen so kurz bleiben, wie sie es bei der ersten Anlage der Blätter waren; alsdann erscheint das vierte, fünfte, sechste Blatt auf gleicher Höhe, d. h. auf einer Querzone des Stammes stehend, sie bilden einen unechten Quirl; die äusserst geringe Höhendifferenz ihrer Insertionen wird bei der Ausbildung des Stammes und der Blätter noch mehr ausgeglichen oder unkenntlich gemacht. Einen entsprechenden Fall, aber mit $^2/_5$ Stellung der Blätter, habe ich z. B. an einem Exemplar von Euphorbia helioscopia vor mir; über den Cotyledonen stehen zunächst am Stamme zwei Paar decussirter Blätter (s. unten), über dem zweiten Paar beginnt mit der Prosenthese von ungefähr $^1/_{12}$ die Blattstellung mit der Divergenz $^2/_5$ (nahezu, nicht genau); es sind ferner zehn Blätter vorhanden (die zwei Umläufen der Grundspirale entsprechen), deren Internodien entwickelt sind; diese zehn Blätter stehen ziemlich hoch übereinander; auch zwischen dem eilften Blatt (welches den dritten Umlauf beginnt)[2]) und dem zehnten ist das Internodium noch deutlich gestreckt; aber die Internodien des zwölften, dreizehnten, vierzehnten, funfzehnten Blattes sind so kurz, dass diese Blätter mit dem eilften Blatt auf gleicher Höhe zu stehen scheinen; sie bilden einen unechten Quirl (das Involucrum der Cyma), dessen Glieder mit den vorigen Blättern in geraden senkrechten Reihen stehen und gerade dadurch ihre schraubige Anordnung verrathen[3]). — Würden nun die fünf ersten Blätter, ebenso die Blätter sechs bis zehn in gleicher Weise durch unterbliebene Streckung ihrer Internodien in unechten Quirlen stehen, so hätte man drei fünfgliedrige Quirle, denen man die schraubige Anordnung ihrer Glieder nicht mehr ansehen könnte; man müsste diese erst aus anderen Umständen folgern. Allein diese drei übereinander stehenden Quirle würden eine Eigenthümlichkeit, die man gewöhnlich nicht beobachtet, zeigen[4]), sie wären superponirt, d. h. jeder radiale Längsschnitt

1) Echte Quirle nenne ich solche, deren Glieder, der ersten Anlage nach, nothwendig in einer schon vorgebildeten Querzone des Stamms stehen (wie bei Characeen); darüber siehe unter c; hier handelt es sich um Längsverschiebungen, mit denen die echten Quirle als solche nichts zu thun haben; sie unterscheiden sich eben dadurch von den unechten, dass sie nicht, wie diese, durch longitudinale Verschiebung entstehen.

2) Die Cotyledonen und die folgenden zwei Paar sind nicht mitgezählt.

3) Der Anfänger würde wohl thun, sich diesen oder einen ähnlichen Fall in der Horizontalprojection selbst zu construiren.

4) Es ist nicht bekannt, ob die Quirle bei Phanerogamen (abgesehen von den zweigliedri-

durch eine Blattinsertion trifft auch eine solche des nächst oberen oder unteren Quirls, während der gewöhnliche Fall der der Alternation der Quirle ist, d. h. ein radialer Längsschnitt durch eine Blattinsertion eines Quirls halbirt den Zwischenraum zweier Blätter des nächst oberen oder nächst unteren Quirls. So wie die seitliche, kann auch die longitudinale Verschiebung so zeitig, d. h. so nahe an der Stammspitze eintreten, dass es schwierig wird, diese Verschiebung überhaupt noch wahrzunehmen; so ist es kaum möglich, die Quirlbildungen in den Blüthen der Phanerogamen, als auf Verschiebung beruhend, unmittelbar nachzuweisen, obgleich aus der Betrachtung des vegetativen Aufbaues dieser Pflanzen die Annahme sich rechtfertigt, dass bei ihnen echte Quirle nicht oder nur sehr selten vorkommen. Es ist hier sogleich hervorzuheben, dass die Entstehungsfolge der Glieder eines Quirls an sich darüber keine Auskunft giebt, ob der Quirl ein echter oder ein unechter Quirl sei; die Entstehung der Blattquirle der Equiseten zeigt, dass sie durch longitudinale Verschiebung sich bilden, also unechte Quirle sind, dennoch entstehen die Blattzipfel eines Quirls simultan (es sind simultane unechte Quirle); daraus folgt z. B., dass, wenn die Blätter einer Blumenkrone gleichzeitig und in einer Querzone auftreten, diess für ihre echte Quirlnatur nichts beweist; die eigenthümlichen Quirle von Salvinia (die unechte Quirle sind) zeigen sogar, dass die einzelnen Glieder eines solchen in einer Reihenfolge entstehen können, die mit dem relativen Alter der sie erzeugenden Zonenstücke nicht correspondirt. Andererseits ist das ungleichzeitige Auftreten der Glieder eines Quirls kein Grund, ihn für unecht zu halten; die unzweifelhaft echten Quirle der Characeen sind succedane, d. h. die Glieder jedes echten Quirls sind hier verschieden alt, wie Fig. 104 zeigt. Auch ist endlich die Quirlbildung nicht die nöthige Folge davon, dass am Mutterorgane selbst Querzonen erzeugt werden, wie die Verzweigung vieler Fadenalgen zeigt, deren einzelne Fadenglieder Querzonen sind, aber nur einseitig Aeste treiben.

Für das Zustandekommen unechter Quirle durch sehr zeitige longitudinale Verschiebung liefern die Equiseten und Salvinia die bestbekannten Beispiele, die desshalb noch kurz erörtert werden sollen. Bei Salvinia natans baut sich der horizontal schwimmende Stamm (nach Pringsheim) aus zwei Reihen von Segmenten der Scheitelzelle auf; einer rechten und einer linken Reihe, deren Glieder alterniren; jedes Segment ist älter als das vor ihm liegende der anderen Seite, und jünger als das hinter ihm liegende der anderen Seite; Querzonen sind am Stamme seiner ersten Anlage nach also nicht vorhanden; aber sie kommen nachträglich dadurch zu Stande, dass die anfangs schief zur Axe gestellten Segmente sich rechtwinkelig zu ihr stellen (vergl. Fig. 108); vermöge der Alternation bildet dann immer die vordere Hälfte eines älteren Segments mit der hinteren Hälfte des jüngeren der anderen Seite eine Querzone von der halben Höhe eines Segments; je zwei solcher Querzonen, an denen die Blattquirle entstehen, sind schon der Anlage nach getrennt durch eine doppelt so hohe Querzone, ein Internodium, welches aus einem ganzen Segment der einen und zwei halben Segmenten der anderen Seite des Stammes besteht. Jeder Quirl bildet nun drei Blätter, je ein Wasserblatt auf der Bauchseite, seitwärts von der Mittellinie, dann ein Luftblatt auf dem Rücken, dem Segmente der anderen Reihe angehörig, endlich ein zweites Luftblatt auch auf dem Rücken, aber dem Ursprunge nach derselben Segmenthälfte mit dem Wasserblatt entspringend (Fig. 108); indem am folgenden Quirle das Wasserblatt auf der anderen Seite der Mittellinie am Bauche des Stammes entsteht, und dann dieselbe Reihenfolge für die beiden Luftblätter eingehalten wird, alterniren die Glieder der consecutiven Quirle; es entstehen sechs Blattreihen, vier Reihen von Luftblättern am Rücken, zwei Reihen Wasserblätter am Bauche des Stammes. — Die longitudinale Verschiebung besteht bei Salvinia darin, dass die alternirenden, anfangs schief gestellten Segmente sich rechtwinkelig zur Axe stellen; dadurch kommt immer das Wasserblatt mit dem ersten (von ihm entfernteren) Luftblatt in eine Querzone des Stammes zu stehen, aber sehr eigenthümlich ist es, dass das zweite Luftblatt aus

gen) nicht während einer bestimmten Zeit in der Knospe superponirt sind, und erst später alterniren.

demselben Segment entsteht, wie das Wasserblatt, beide würden auch ohne Verschiebung an einer (halben) Querzone stehen. Bei Equiseten bildet die dreiseitig pyramidale Scheitelzelle von gleichseitigem Querschnitt drei gerade Reihen von Segmenten mit der Divergenz $^1/_3$; je drei Segmente bilden einen Umlauf der Wendeltreppe, aus der sich das Stammgewebe aufbaut; das erste Segment jedes Umlaufs liegt über dem ersten Segment des vorhergehenden Umlaufs, das zweite jenes über dem zweiten dieses u. s. w. Da nun jedes Segment typisch zunächst ein Blatt bildet (siehe II. Buch, Equiseten), so müssten schliesslich, wenn keine Verschiebungen stattfänden, alle Blätter in drei geraden Längsreihen am Stamme stehen und einer Schraubenlinie folgen, die der Wendeltreppe entspricht, deren Stufen die Segmente der Scheitelzelle sind. Allein es findet eine longitudinale Verschiebung statt, wodurch die drei Segmente jedes Umlaufs in eine Querzone zu liegen kommen, noch bevor die Blätter sich bilden, demnach müssten die Blattquirle (gezahnte Scheiden) superponirt sein; sie sind aber, sobald die Zipfel sich bilden, nicht superponirt, sondern sie alterniren, was nothwendig (zumal bei dreizipfeligen Scheiden) auf einer seitlichen Verschiebung beruhen muss. Zuweilen unterbleibt die longitudinale (ob auch die seitliche?) Verschiebung, und dann stehen die Blätter in einer zusammenhängenden Schraubenlinie am Stamme (vergl. die schöne Arbeit von Rees: Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. VI, 1867). In diesen Fällen ist die Feststellung der betreffenden Verhältnisse nur durch schwierige Beobachtungen bei starken Vergrösserungen möglich; ein wahres Demonstrationsobject aber sind die Inflorescenzen von Galega officinalis (auf die mich Hofmeister aufmerksam machte); die Blüthenstiele (also auch die Bracteen) sind hier an der Traubenspindel typisch schraubig angeordnet, nicht selten ist die Schraubenordnung sofort deutlich zu sehen; an anderen Trauben finden sich mehrgliedrige Quirle, aber nur selten sind diese auf Querzonen der Spindel gestellt, sondern durch stärkere Streckung derselben auf einer Seite verschoben, diese Quirle stehen nicht auf Querzonen, sondern auf schiefen Zonen der Spindel, zwischen dieser Anordnung und der zusammenhängenden Schraubenstellung finden sich die mannigfaltigsten Uebergänge an den Inflorescenzen desselben Strauches.

c) Ursprüngliche Anordnung der Blätter vor der Verschiebung. Denkt man sich alle inneren und äusseren Ursachen hinweg, durch welche die bereits gebildeten Blattanlagen eine seitliche oder longitudinale Verschiebung erfahren können, so müssen nun noch Ursachen vorhanden sein, welche bestimmend darauf einwirken, an welchen Puncten des fortwachsenden Stammendes jedesmal neue Blätter auftreten sollen. A priori ist es denkbar, dass die inneren Wachsthumsvorgänge des Urmeristems an sich mechanische Effecte erzeugen, aus denen mit Nothwendigkeit folgt, dass an ganz bestimmten Stellen Auswüchse hervortreten, die sich bei den äusserlich differenzirten Pflanzen als Blätter entwickeln, bei den Thalluspflanzen als Thalluszweige auftreten. Die einfachsten Fälle für derartige Betrachtungen bieten die Algen. Die Ursachen, welche es bestimmen, dass ein Vaucherienschlauch an einzelnen Puncten seitliche Ausstülpungen bildet, dass ebenso das Thallom von Stypocaulon an ganz bestimmten Stellen Aeste treibt, dass jede Gliederzelle von Cladophora sich hinter der vorderen Querwand ausstülpt und einen Ast bildet u. s. w., diese Ursachen dürften wohl allein in den Wachsthumsvorgängen begründet, nothwendige Folgen derselben sein. Aber auch äussere Ursachen können bestimmend einwirken auf den Ort, wo ein seitlicher Auswuchs sich bilden soll, und diese äusseren Ursachen, etwa das Licht, die Schwerkraft würden dann eine Componente, die inneren Wachsthumsvorgänge die andere Componente darstellen, als deren Resultirendes der morphologische Ort zu betrachten wäre, an welchem ein seitlicher Auswuchs sich bilden soll. Bis jetzt fehlt es aber an Untersuchungen in dieser Richtung[1]), und diese Bemerkungen sollten daher nur darauf aufmerksam machen, worauf es hier bei ferneren Forschungen ankommt. Bei den Moosen und Equiseten, wo

1) Anfänge dazu finden sich bei N. J. C. Müller: »Wachsthum des Vegetationspunctes von Pflanzen mit decussirter Blattstellung« (Jahrb. f. wiss. Bot. V, 248); Ausführlicheres in dieser Richtung ist von Hofmeister im nächsten Band des Handbuchs der phys. Bot. zu erwarten.

jedes Segment der Scheitelzelle zum Blatt auswächst, liegt offenbar die nächste wahrnehmbare Wachsthumsursache der ursprünglichen (noch nicht verschobenen) Blattstellung in dem Umstand, dass einerseits die Segmente der Scheitelzelle gerade in der gegebenen Weise entstehen, und dass anderseits jedes Segment sofort ein Blatt erzeugt; aber damit ist offenbar die letzte Ursache der Blattstellung (vor der Verschiebung) noch nicht bekannt; die angeführten Umstände vermitteln nur die Blattstellung in einer dem Wachsthum des Stammes angemessenen Weise, anderswo kann diese Vermittelung in anderer Art stattfinden, z. B. bei Salvinia, wo nicht jedes Segment ein Blatt bildet, oder bei den Phanerogamen, wo die Blätter als vielzellige Hügel an dem aus kleinzelligem Urmeristem bestehenden Stammende auftreten, ohne dass eine bestimmte Beziehung zu irgend einer besonderen Zelle wahrnehmbar wäre. Aus diesen und anderen Thatsachen folgt, dass die Zelltheilungsfolgen am Stammende nicht die bestimmende Ursache sind, warum Blätter gerade an diesen und jenen Puncten und nicht an anderen auftreten. Eine Wahrnehmung, die zuerst von Hofmeister, wenn auch in anderer Form, gemacht wurde (Handbuch der phys. Bot. I, p. 129).

Versucht man es nun, bei dem Mangel bestimmter Untersuchungen in dieser Richtung, sich über die inneren Ursachen, welche die erste Anlage der Blätter an bestimmten Puncten bestimmen, auf Grund der bekannteren Vorkommnisse klar zu werden, so ist es nöthig, den bekannten Thatsachen zunächst einen allgemeineren Ausdruck zu geben. Angenommen, dass bereits ein oder mehrere Blätter an einem Stamme vorhanden sind[1]), so scheint es, dass der Ort der ersten Anlage jedes folgenden Blattes wesentlich mitbestimmt wird von der Stellung des nächst vorhergehenden Blattes oder der vorhergehenden Blätter, und zwar nach der Regel, dass jedes neue Blatt an einer Seitenlinie des Stammes auftritt, welche möglichst weit von der das letzte Blatt tragenden Seitenlinie entfernt ist, oder zwischen die Seitenlinien der vorhergehenden fällt; oder in anderen Worten, es besteht das Streben, womöglich nicht zwei Blätter unmittelbar übereinander zu stellen, sondern den Umfang zwischen die consecutiven Blätter gleichmässig zu vertheilen; innere und äussere Ursachen können Abweichungen von dieser Regel bewirken. (Vergl. Hanstein Jahrb. f. w. Bot. I. 276).

Am einfachsten ist dieses Verhalten realisirt bei der zweizeilig alternirenden Anlage der Blätter nach der Divergenz $^1/_2$. Dieses Stellungsverhältniss ist zudem das verbreitetste im ganzen Pflanzenreich: bei vielen Fadenalgen und Florideen sind die Auszweigungen der Thallome zweizeilig alternirend, bei den Muscineen sind die Blätter öfter so gestellt, unter den Farnen ist es nicht selten, und bei den Phanerogamen ist die alternirende $^1/_2$ Stellung sehr verbreitet: bei den Monocotylen ist sie sehr allgemein; bei vielen Coniferen und allen Dicotylen beginnt der embryonale Stamm mit der Bildung zweier opponirter Blätter (Cotyledonen), die wahrscheinlich einen echten zweigliedrigen Quirl bilden, und nicht selten folgen die späteren Blätter der alternirenden $^1/_2$ Stellung; ferner ist darauf hinzuweisen, dass die meisten durch Dichotomie entstandenen Verzweigungssysteme in einer Ebene entwickelt sind, dass sie bei sympodialer Ausbildung gern zweireihig geordnete Zweige an der Scheinaxe darstellen, dass ferner die Auszweigung der Blätter (Fiederung) ganz gewöhnlich eine alternirend zweireihige ist. Es wurde schon oben erwähnt, dass die zweireihig angelegten Blätter (es scheint auch für andere zweireihige Seitenglieder zu gelten) gewöhnlich keine nachträglichen seitlichen (meist auch keine longitudinalen) Verschiebungen zeigen.

Schon weniger verbreitet, aber noch sehr häufig ist die sogen. decussirte Stellung der Blätter, hervorgebracht durch zweigliedrige alternirende Quirle: je zwei Blätter stehen auf einem radialen Längsschnitt des Stammes und zugleich auf demselben Querschnitt einander gegenüber; das Paar, welches auf dem nächsten Querschnitt steht, ist aber auf einem radialen Längsschnitt eingefügt, der sich mit dem vorigen unter 90° kreuzt, die Blätter stehen also in vier geraden Reihen; oder mit andern Worten, jedes folgende Paar steht über dem

1) Die Ursache, warum das erste Blatt an einer Keimpflanze an seinem bestimmten Orte steht, bleibt noch dahingestellt.

Zwischenraume des nächst vorhergehenden Paares, diesen symmetrisch theilend. Bei den Dicotylen, wo diese Stellung oft vorkommt, sind diese zweigliedrigen Quirle wahrscheinlich keine echten Quirle, was indessen hier nicht wesentlich ist, da es nur auf die Vertheilung des Stammumfangs zwischen die Blätter ankommt; je zwei Blätter halbiren den ganzen Umfang, die zwei folgenden halbiren wieder die von jenen gelassenen Zwischenräume. Auch bei der decussirten Stellung sind seitliche Verschiebungen durch Torsion selten, und wenn vorhanden, unbeträchtlich.

Die alternirend zweizeilige und die decussirte Stellung gewähren einigermaassen einen Einblick in die mechanischen Ursachen, durch die sie bewirkt werden, wenn es auch nicht möglich ist, diese detaillirt darzustellen. Ist soeben ein Blatt an einer Seite des Stammes entstanden, so werden die Wachsthumsursachen, welche die neue Blattbildung bewirken, vorzugsweise an der diametral gegenüberliegenden Seite des Stammes sich geltend machen können. Ist aber der Stamm unterdessen in die Länge gewachsen, so muss das zweite Blatt höher als das erste stehen; wächst nun der Stamm auch vor der Bildung des dritten Blattes in die Länge, so können die Wachsthumsursachen wieder auf der gegenüberliegenden Seite sich geltend machen, das dritte Blatt kommt über das erste zu stehen. Wächst der Stamm nach Bildung des ersten Blattes nicht in die Länge oder bildet sich gleichzeitig mit ihm ein zweites Blatt gegenüber dem anderen, so werden die Ursachen der Blattbildung nach dem vorigen Schema nun offenbar über den Zwischenräumen sich geltend machen können, und es leuchtet ein, wie leicht die opponirte Stellung in die decussirte übergehen kann. Es kommen allerdings auch Fälle vor, wo die Blätter einreihig, d. h. unmittelbar über (vor) einander gestellt sind; so bei den Riccien nach Kny; hier aber kommt ein neues Moment zu den Wachsthumsursachen hinzu, indem die Oberseite des flachen, horizontalen, thallusähnlichen Stammes anders organisirt ist als die Unterseite, die allein Blattlamellen bildet.

Geht man von der eben für die zweizeilige und decussirte Stellung geltend gemachten Vorstellung aus, so erscheint es schwer, die ursprünglich dreizeilige (schraubig nach $^1/_3$) Anlage zu begreifen; es müssen hier noch neue Momente zu denen hinzutreten, die dort thätig sind. (Bei den Muscineen und Equiseten lernten wir bereits ein solches in dem Wachsthum der Scheitelzelle und ihrer Theilungen kennen.) Dreizeilig geordnete Blätter können auf zweizeilig geordnete folgen, vielleicht ist in solchen Fällen (Phanerogamen) eine leichte seitliche Verschiebung der letzteren die Ursache, welche es bewirkt, dass das eine Blatt statt über dem drittletzten zu entstehen, seitlich sich stellt, ist diess eingetreten, so wird die einmal bewirkte Störung fortwirken können. Hätte man die Ursache der dreizeiligen Anlage der Blätter erkannt, so würde damit wahrscheinlich die grösste Zahl der schraubigen Stellungen erklärlich werden, weil, wie ich eben zeigte, jede schraubige Stellung sich durch frühzeitig oder später eintretende Torsionen aus der dreizeiligen Anlage ableiten lässt; die unechten mehrgliedrigen Quirle, die durch longitudinale Verschiebung entstehen, würden dann eine noch weitere Ableitung der schraubigen Stellung sein, wie bei den Equiseten sehr deutlich hervortritt[1]). Der hier vergönnte Raum erlaubt leider nicht, weitläufiger auf diese Verhältnisse einzugehen; nur über die echten Quirle noch einige Worte. Ich verstehe unter echten Quirlen ausschliesslich solche, deren Glieder (Strahlen) an einer Querzone des Stammes entstehen, die selbst schon vor der Blattbildung, und zwar ohne Verschiebung, angelegt wurde; in diesem Sinne sind echte Quirle sehr selten, selbst die Scheiden der Equiseten und die Quirle der Salvinia sind, wie oben gezeigt, durch longi-

1) Um darauf aufmerksam zu machen, wie complicirt hier die ursächlichen Verhältnisse werden können, sei nur erwähnt, dass die ursprüngliche Anlage des ersten Blattes ihre Ursachen hat, dass von seiner Stellung die der folgenden Blätter mit bestimmt wird, dass die schon gebildeten Blätter selbst wieder Verschiebungen erleiden können (z. B. durch die Ausbildung des Blattgrundes, durch das Wachsthum der Fibrovasalstränge, durch die Spannung zwischen Parenchym und Epidermis durch Licht, Schwerkraft), und dass die verschobenen Blätter anders auf die Stellung der neuen Blattanlagen einwirken müssen, als die nicht verschobenen.

tudinale Verschiebung entstanden, also unechte Quirle; bei den Phanerogamen und Farnen ist das Verhalten ungewiss aber eher anzunehmen, dass die Blattquirle derselben unechte sind. Echte Quirle im obigen Sinne finden sich dagegen ausnahmslos bei allen Characeen; hier wird in dem geradlinig fortwachsenden Stamm je eine Querscheibe abgeschnitten, deren untere Hälfte das Internodium, deren obere den Blattkreis bildet. Man könnte nun nach den obigen Anschauungen erwarten, dass die Strahlen eines Quirls gleichzeitig entstünden, und dass die Quirle einfach alterniren; die Verhältnisse sind aber viel complicirter; die Strahlen eines Quirls entstehen succedan, und zwar von einem Puncte des Umfangs ausgehend, rechts und links fortschreitend, bis der Kreis geschlossen ist. Der Anfangspunct des nächsten Quirls liegt seitlich von dem des vorigen und ihre Glieder alterniren; die Anfangsglieder der Quirle (also auch die anderen) stehen schraubenlinig um den Stamm, eine Stellung, die schon vor der Blattbildung durch die Entstehung der Halbirungswand der Stammknotenzelle eingeleitet wird; vielleicht liegt gerade hierin die Lösung des Räthsels; möglich, dass durch das Wachsthum des ersten Gliedes des letztgebildeten Quirls die darüber stehende Stammknotenzelle eine Drehung erfährt, die es bewirkt, dass ihre Halbirungswand gegen die der vorigen abgelenkt wird. Vielleicht wird auch hier, wie bei Moosen und Equiseten, das Breitenwachsthum der jüngsten Blätter, combinirt mit dem Längenwachsthum des Stammes und der Eigenthümlichkeit der Zelltheilungen (drei von einander unabhängige Momente) die nächste Ursache der ursprünglichen Stellung der Blätter sein.

B) Die Stellung der normalen Zweige am Stamm hängt, wie die Erfahrung zeigt, ab von der der Blätter; die für die Blätter geltend gemachten Bemerkungen werden mutatis mutandis auch für sie gelten, nur kommen hier noch neue Complicationen hinzu. Entstehen die Stammzweige neben den Blättern, wie bei den Moosen, so werden zahlreiche Blätter übersprungen, bevor sich ein Zweig neben einem bildet; ist die Zahl der übersprungenen Blätter eine bestimmte und die Blattstellung bekannt, so lässt sich die Stellung der Zweige am Stamme daraus ableiten. Bei den Phanerogamen dagegen entstehen die Stammzweige normal unmittelbar über den jüngsten Blättern (axillär), und gewöhnlich wird in jeder Blattaxel ein Zweig angelegt, wenn auch nicht immer ausgebildet. Insofern nun die Zweige ihrer Anlage nach axillär sind, werden von ihrer Stellung am Stamm alle Verhältnisse der Blätter gelten, es bleibt dann nur die Frage, warum der Stamm gerade über jedem jüngsten Blatt eine seitliche Stammknospe erzeugt. Häufig werden von den Zweiganlagen nur einzelne weiter ausgebildet, diese können dann ganz bestimmte Stellungsverhältnisse zeigen; oder einzelne Seitensprosse erfahren eine andere Ausbildung als die dazwischen stehenden; »bei Tropaeolum minus z. B. tritt nach drei Blüthensprossen immer wieder ein Laubspross auf; bei $^2/_5$ Stellung der Blätter am Haupttrieb erhalten dadurch die Laubsprosse eine Anordnung nach $^2/_5$ in umgekehrter Richtung (der sie verbindenden Spirale). Hier mögen auch die eigenthümlichen Fälle Erwähnung finden, wo bei mehrseitiger Richtung der Blätter die Zweige doch in zweizeiliger Anordnung erscheinen, indem nicht alle, sondern nur gewisse Blätter Zweige in ihren Axeln erzeugen, wie bei dem Lebensbaum (Thuja) und mehreren Astmoosen, z. B. Hypnum abietinum, delicatulum, tamariscinum etc. Es entstehen dadurch gefiederte Formen der Verzweigung, die häufig bei einem bestimmten Grade der Fiederung stehen bleiben, wie denn von den drei genannten Hypnumarten die erste einfach, die zweite doppelt, die dritte dreifach gefiedert ist« (A. Braun: Verjüngung, p. 43).

C) Die Stellung der Seitenwurzeln, welche in Mutterwurzeln entstehen, ist der Anlage nach immer eine geradreihige; sie entstehen auf der Aussenseite der Fibrovasalstränge und wachsen radial nach aussen; bei den höheren Kryptogamen mit monopodialer Wurzelbildung werden nach Nägeli und Leitgeb die Mutterzellen der Seitenwurzeln aber schon vor der Ausbildung der Gefässe der Mutterwurzel bemerkbar, und sie werden in streng acropetaler Folge innerhalb der einzelnen Reihe angelegt. Bei den Phanerogamen ist dieser frühzeitige Ursprung noch unbekannt, aber möglich. Die Zahl der geraden Reihen von Seitenwurzeln an einer Mutterwurzel ist ebenso gross, als die Zahl der primordialen Gefässstränge, die am Umfang des axilen Fibrovasalstranges angelegt werden; hat dieser zwei in einem

radialen Längsschnitt liegende primordiale Gefässstränge, so sind zwei gerade Nebenwurzelreihen vorhanden u. s. w. Da diese Stränge den Umfang des axilen Cylinders gewöhnlich in gleiche Theile theilen, so sind auch die Divergenzen der Nebenwurzelreihen unter sich gleich, $1/2$, $1/3$, $1/4$, $1/5$, u. s. w. Quirle kommen bei Phanerogamen nicht selten vor, zumal am oberen Theile der Hauptwurzel der Dicotylen; die Nebenwurzelquirle sind in diesen Fällen superponirt, sie alterniren nicht; ob sie als echte oder unechte zu betrachten sind, ist noch ungewiss.

§ 23. **Verwachsungen.** Die Erscheinungen, die man mit diesem Ausdruck zu bezeichnen pflegt, lassen sich oft auf blosse longitudinale Verschiebungen derart, wie wir sie schon im vorigen Paragraph kennen gelernt haben, zurückführen, nur sind diese meist viel stärker als dort und zuweilen unsymmetrisch, wodurch die ursprüngliche Anordnung noch mehr gestört, ja unkenntlich gemacht wird. In anderen Fällen dagegen beruht die Verwachsung einfach darauf, dass mehrere seitliche Glieder, besonders wenn sie quirlig gestellt sind, durch ein gemeinsames Basalstück emporgehoben werden, welches seine Entstehung intercalarem Wachsthum (mit Zelltheilungen) verdankt. Verwachsungen einfacherer Art, die ich hier einstweilen nur nebenbei erwähne, finden bei manchen Blättern (Carpellen) statt, deren Ränder sich zusammenlegen und, eine Höhlung einschliessend, verschmelzen.

Diese Verwachsungen treten häufig bei Phanerogamen auf, meist betheiligen sich die Blätter daran und besonders häufig finden sie sich in den Blüthen und Inflorescenzen, doch kommen sie auch sonst nicht selten vor. Gewöhnlich sind verschiedene Arten der Verwachsung mit einander combinirt.

Alle hierher gehörigen Vorkommnisse sind scheinbare Abweichungen von dem morphologisch, d. h. genetisch bestimmten Aufbau der Pflanze, hervorgebracht durch secundäre Wachsthumsvorgänge, die indessen meist schon frühzeitig eintreten. Sie hängen meist unmittelbar mit der Oekonomie und Lebensweise der betreffenden Pflanzenart zusammen, sie sind daher ungemein mannigfaltig und lassen deshalb eine kurz zusammenfassende Behandlung kaum zu; das wissenschaftliche Interesse concentrirt sich hier einerseits auf die specifischen Eigenthümlichkeiten der Erscheinungen, andererseits auf ihre Zurückführung auf typische Wachsthumsvorgänge; es wird genügen, diess an einigen Beispielen begreiflich zu machen.

Die schematische Fig. 141 zeigt ein sympodial ausgebildetes Zweigsystem; sei 1, 1 der erste Spross mit seinen beiden Blättern 1^a und 1^b; in der Axel des Blattes 1^b entwickelt sich der Seitenspross 2, 2 mit den beiden Blättern 2^a und 2^b, in der Axel seines Blattes 2^b entsteht wieder der geförderte Seitenspross 3, 3 mit den Blättern 3^a und 3^b u. s. w.; die Stammstücke der auseinander hervorgehenden Zweige 1, 2, 3, 4 bilden zusammen eine gerade Scheinaxe, mit der besonderen Eigenthümlichkeit jedoch, dass jedesmal das Mutterblatt, in dessen Axel der geförderte Spross sich entwickelt, mit diesem verwächst, an dem Axelspross sozusagen hinaufgeschoben wird; es ist schwer in Worten den Wachsthumsvorgang zu beschreiben, der diese Verschiebung bewirkt, die Figur wird aber dem Leser das zum Verständniss Nöthige zeigen, wenn er beachtet, dass das Gewebe der aufeinanderfolgenden Sprossgenerationen abwechselnd bei dem einen schraffirt, bei dem andern weiss gelassen ist, woraus zu entnehmen, was jedem Spross angehört. Derartige Verschiebungen kommen bei manchen Solaneen vor;

würde man bei jedem Spross noch in der ersten Blattaxel einen geförderten Seitenspross annehmen, während die kugeligen Endstücke Blüthen bedeuten, so liesse sich das Schema leicht zum Verständniss der cymösen Verzweigung von Datura Stramonium u. a. unmittelbar verwenden. Auch in den cymösen Blüthenständen der Gattung Sedum kommen Verschiebungen der Blätter vor, die dem obigen Schema zwar nicht im Einzelnen, aber im Principe entsprechen; da diese und andere Beispiele im Sommer leicht zu beobachten sind, mögen diese Andeutungen genügen.

Auf etwas grössere Schwierigkeiten wird der noch Ungeübte bei dem Verständniss der sehr sonderbaren Verschiebungen stossen, die bei der Knollenbildung mehrerer unserer einheimischen Orchideen sich geltend machen. Fig. 142 *I*



Fig. 141. Schema für die Verwachsung von Blättern mit den Axentheilen ihrer Axelsprosse nach Nägeli und Schwendener (»Mikroskop«).

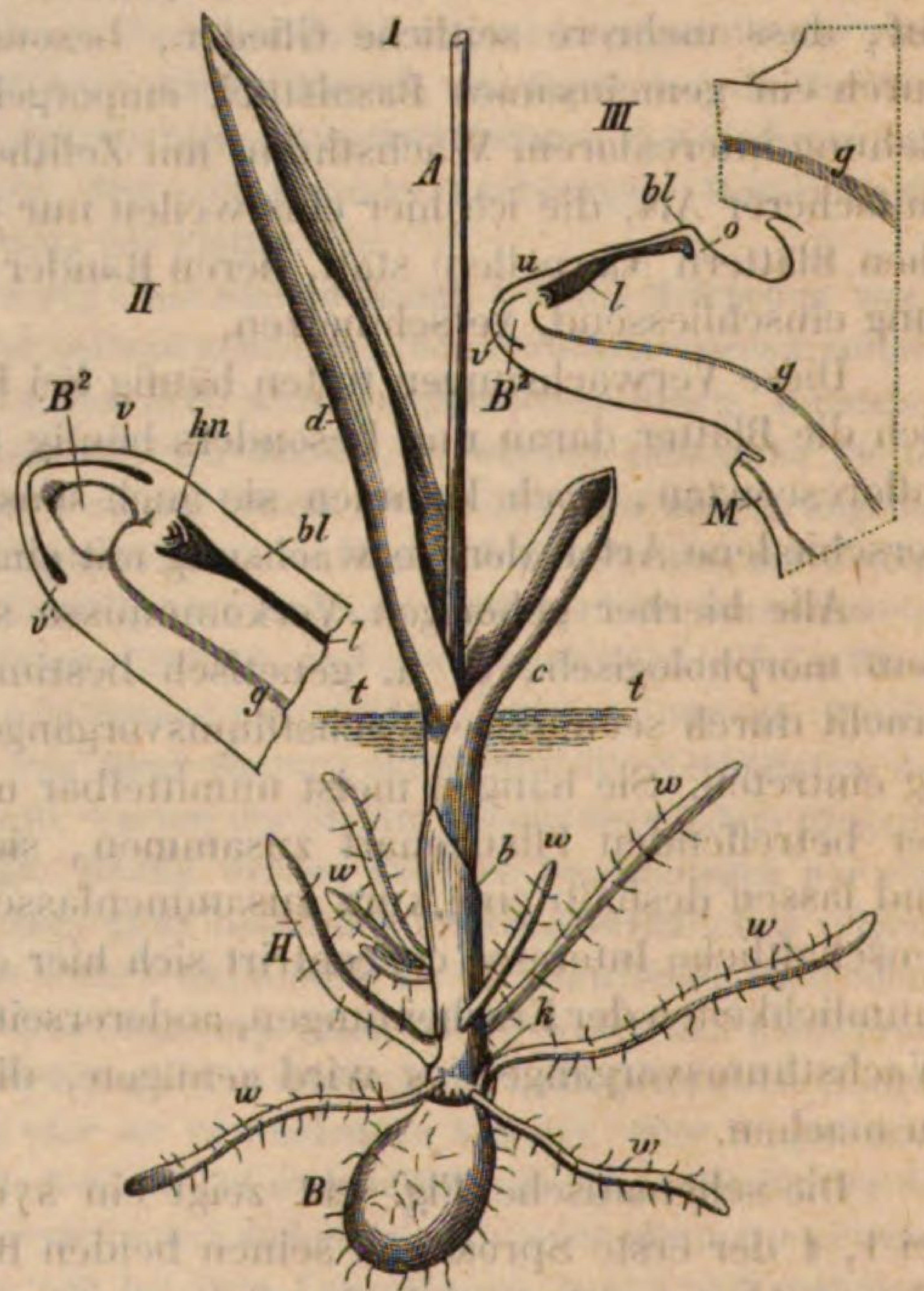


Fig. 142. Herminium Monorchis nach Thilo Irmisch (Biologie und Morphologie der Orchideen Leipzig 1853).

stellt den unteren Theil einer blühenden Pflanze von Herminium Monorchis dar; *B* ist die Knolle (eine metamorphosirte Wurzel), über der sich der Blätter und Wurzeln tragende Stamm erhebt, der bei *A* in den oberirdischen Blüthenschaft übergeht; *t t* bedeutet die Bodenoberfläche; von Blättern sind nur noch 3 vorhanden, das unterirdische Niederblatt *b* und zwei Laubblätter *c* und *d*; ursprünglich ist noch ein tiefer stehendes Niederblatt vorhanden gewesen, in dessen Axel die unentwickelte Knospe *k* steht; *w* sind die aus dem Stamme hervorgewachsenen Wurzeln; diess zur Orientirung; unsere Aufmerksamkeit ist übrigens nur

der Knospe *H* zugewendet, es ist die Ersatzknospe; denn die ganze Pflanze *A—B* stirbt nach dem Verblühen ab und nur die aus *H* hervorgehenden Organe überwintern, um im nächsten Jahr eine eben solche Pflanze wie *I* zu produciren. Die Knospe *H* entspringt aus der Axel des Blattes *b*, welches sie durchbohrt hat. Sie ist derart verschoben, dass ihre scheinbare Spitze eigentlich ihrer Basis entspricht, wie der Längsschnitt in *II* zeigt. Der scheinbare Stiel dieses Sprosses ist von einem excentrischen Canal *l* und einem Gefässbündel *g* durchzogen; der Canal erweitert sich nach oben und enthält dort eine Knospe *kn*; die scheinbare Spitze des Sprosses enthält die endogen entstandene junge Knolle B^2, umgeben von einer beutelartigen Gewebelamelle *v v*; die Knospe, wie man sieht, kehrt ihren Scheitel dem Insertionspuncte des Sprosses zu. Diese Umkehrung, so wie die Bildung des Stiels, auf dem Knospe und Knolle (B^2) sitzen, ist Folge einer Verschiebung, deren Hergang durch Fig. *III* hinreichend erläutert wird. In der Axel des Blattes *b* entstand eine Knospe, deren erstes Blatt sehr niedrig bleibt und seine Rückenfläche dem Mutterstamme zukehrt; dieses erste Blatt hat eine stengelumfassende Insertion (ist scheidig) und umhüllt daher die übrigen Theile der Axelknospe, der es angehört. Der Gewebetheil nun, dem dieses Blatt inserirt ist, wächst in transversaler Richtung, statt longitudinal im Sinne der Knospenaxe. Fig. *III* zeigt den Erfolg dieses die Verschiebung bewirkenden Wachsthums in einem früheren Stadium im radialen Längsschnitt; *M* ist der Mittelnerv des Mutterblattes (*b* in *I*); *bl* ist die Spitze des ersten Knospenblattes; die Knospe bei *u* stand anfangs in dem Winkel *o*, unter *bl*; durch die Verschiebung ist aber *u* von *o* entfernt worden; der anfänglich conische Hohlraum, den das Blatt *bl* umschloss, ist durch die seitliche Verschiebung in einen Canal *l* verwandelt; der Lauf des unteren Gefässbündels *g* ging anfangs nach *o*; durch das Wachsthum des zwischen *g* und *o* liegenden Parenchyms wurde *u* aus *o* hinausgeschoben. Die Stelle, wo in *III* der Buchstabe *v* steht, würde, wäre keine Verschiebung erfolgt, in der Axel von *M* liegen, die Wurzelknolle B^2, die sich hier bildet, würde alsdann im Gewebe des Mutterstammes über dem Blattgrund *M* entstehen. Es ist nun ersichtlich, dass die Seitenränder des Canals *l* (in *II* und *III*) und seine obere Decke von dem Scheidentheil des Blattes *bl* gebildet werden, während der solide Theil des Knospenstiels aus Stammgewebe besteht; *bl* ist das erste Blatt der Knospe, deren übrige Blattanlagen bei *kn* (*II*) und bei *u* (*III*) zu sehen sind. Indem diese Vorgänge den Stiel der Knospe bilden, wird der Rücken des Mutterblattes *b* (*I*) durchbohrt, die Knospe und junge Knolle hinausgeschoben. — Die neue Knolle B^2 gehört morphologisch dem Mutterstamme an, gerade so wie die andern Wurzeln *w* desselben (*I*); erst durch die Verschiebung von Knospe und Knolle erscheinen beide verwachsen; sie sind beide Seitengebilde des Mutterstammes.

In dem zuletzt betrachteten Beispiel ist die Verschiebung am Knospengrund eine excentrische; im Folgenden wollen wir zwei Beispiele concentrischer Verschiebung betrachten.

Das ungefähr birnenförmige Gebilde, welches man als die Frucht des Feigenbaumes zu bezeichnen pflegt, (die Feige) zeigt schon durch seine Stellung in der Blattaxel, dass es ein Zweig ist, die Blätter an der Basis der Feige, die gewöhnlich einen dreigliederigen unechten Quirl bilden (Fig. 143 *III*), so wie die Blätter, die den scheinbaren Scheitel der Feige verhüllen, beweisen, dass der Körper der

Feige das Axengebilde des Axelsprosses ist, den sie darstellt. Durchschneidet man sie aber der Länge nach (III^a), so zeigt sie sich hohl, der von Blättern überwölbte scheinbare Scheitel der Feige ist hier gar nicht vorhanden, an seiner Stelle findet sich die nach aussen führende Oeffnung des Hohlraumes, die aber von zahlreichen Blättern dicht verstopft ist; die innere Wand der Höhlung ist mit kleinen Blüthen dicht besetzt. Die Entwickelungsgeschichte zeigt nun, dass der Scheitel des Zweiges, der eine Feige ist, am tiefsten Puncte der Höhlung liegt, dass der Scheitel von den morphologisch unter ihm liegenden peripherischen Gewebemassen zuerst napfartig umwallt, dann hoch überwölbt wurde. Fig. *I* zeigt eine sehr junge Feige; sie erscheint zwiebelähnlich, der kurze Axentheil ist von schuppenartigen Blättern ganz umhüllt. Fig. I^a ist der Längsschnitt davon; man sieht, dass der Axentheil der Feige breit und kurz und sein Scheitel flach ist; die Stelle des Umfangs, wo die Blätter inserirt sind, erhebt sich später napfartig, wie in Fig. *II*, der Scheitel selbst hört auf in Richtung der Axe zu wachsen, während die peripherischen Gewebemassen unter den Blattinsertionen fortwachsen; dieses Wachsthum ist an den äussersten Schichten am stärksten und nimmt nach innen hin ab, daher wölbt sich der Rand über den Scheitel; endlich streckt sich das Gewebe zwischen den unteren drei Blättern und den folgenden, wie es an den Internodien bei Bildung unechter Quirle vorkommt, und so erscheint die Aussenfläche der Feige (*III*) nackt, unten von einem »Kelch« umhüllt. — Wäre das Wachsthum der inneren Gewebeschichten der jungen Feige ebenso beträchtlich wie das der äusseren, so würde statt des Hohlgebildes ein flacher Kuchen, wie bei Dorstenia arifolia u. a. entstehen; dieser Kuchen ist bei Dorstenia ceratosanthes sogar gabelig verzweigt. Würde der Scheitel des Zweiges, der die Feige darstellt, ein rascheres Längenwachsthum haben als die unter ihm liegenden (den Napf bildenden) Gewebemassen, so könnte statt des Hohlgebildes ein solider mit Blättern äusserlich besetzter Kegel entstehen, der natürlich auch die Blüthen auf seiner Aussenfläche trüge; nach den Angaben Payer's über die Entwickelungsfolge der Blüthen in der Feige scheint es sogar, dass diese einem sympodialen Verzweigungssystem angehören, dessen Axentheile aber unentwickelt geblieben sind, während nur die Oberfläche der Hauptaxe sich stark entwickelt und das ganze Zweigsystem einhüllt.



Fig. 143. Entwickelung der Feige von Ficus carica nach Payer (Organogénie de la fleur).

Auf einem ähnlichen, aber morphologisch einfacheren Vorgange beruht die Entstehung der Hagebutten. Unterhalb des Kelches, der Corolle und der Staubfäden einer Rosenblüthe befindet sich ein rundlicher Körper Fig. 144 *V x* von grüner Farbe, der bei der Fruchtreife schön roth wird und die Hagebutte darstellt.

Dieser Körper ist hohl, die weite Höhlung öffnet sich oben (in der Mitte der Blüthe) durch einen engen kurzen Canal; am Grunde der Höhle sind die zahlreichen aber kleinen Fruchtknoten eingefügt, deren jeder aus einem mit seinen Rändern zusammengeschlagenen Blatte besteht; die oberen dünnen Enden dieser Blätter (Carpelle), d. h. ihre Griffel und Narben ragen aus der Oeffnung zwischen den Staubfäden empor; wir wollen den die Höhlung sammt den Carpellen umschliessenden Körper, der die Hagebutte bildet, fortan als Receptaculum bezeichnen; seine Entstehung wird durch Fig. 144 erläutert. Die ganze Blüthe der Rose ist wie jede Blüthe ein Zweig, dessen Blätter in verschiedener Weise, als Kelche, Corolle, Staubfäden, Carpelle entwickelt, dessen Internodien sehr kurz sind. Fig. *I* stellt einen solchen Zweig in einem der frühesten Entwickelungsstadien schief von oben gesehen dar; die fünf Kelchblätter *l l* bilden einen unechten Quirl (sie entstehen nach der $^2/_5$ Anordnung = quincunciale Ordnung), unmittelbar über ihnen und mit ihnen alternirend wird ein zweiter Quirl von fünf Blättern, die Corolle *c* bemerkbar; der Scheitel der Axe ist flach und breit. Fig. *II* zeigt die Blüthe etwas weiter entwickelt; die fünf Kelchblätter *l* sind stark gewachsen, die fünf Corollenblätter *c c* dagegen noch wenig entwickelt; der breite Scheitel der Blüthenaxe *y* hat sich flach emporgewölbt, aber die Zone, auf welcher die Kelch- und Corollenblätter inserirt sind, hat sich napfartig erhoben *x*, der innere Raum der Blüthe erscheint flach ausgehöhlt; da der eigentliche Scheitelpunct in der Mitte des Bodens *y* liegt, so folgt, dass bei acropetaler Entwickelung weiterer Blätter, die nächsten zwischen der Corolle und dem Punct *y* auftreten müssen, d. h. sie müssen abwärts von der Corolle erscheinen, tiefer als diese; so geschieht es auch; in *st st* ist bereits ein neuer Quirl von Blattgebilden, die ersten Staubfäden aufgetreten. Fig. *III*, ein älterer Zustand, wo die Kelchblätter *l* und die Corollenblätter *c* schon viel weiter entwickelt sind, zeigt die Anlagen weiterer Blattkreise (Staubfäden), die von aussen nach innen oder von oben nach unten an *x*, d. h. in acropetaler Folge sich entwickeln, denn je näher dem Centrum (Scheitel) desto jünger sind sie; auf der Scheitelwölbung zeigen sich noch jüngere Blattanlagen *k*, die Carpelle. In Fig. *IV* ist der Längsschnitt einer noch weiter entwickelten Blüthe, aber weniger vergrössert, dargestellt. Die genannten Blattformationen sind sämmtlich weiter ausgebildet, wie die entsprechenden Buchstaben zeigen, was aber unsere Aufmerksamkeit hier vorzüglich in Anspruch nimmt, ist der Theil *x*; er war vor-

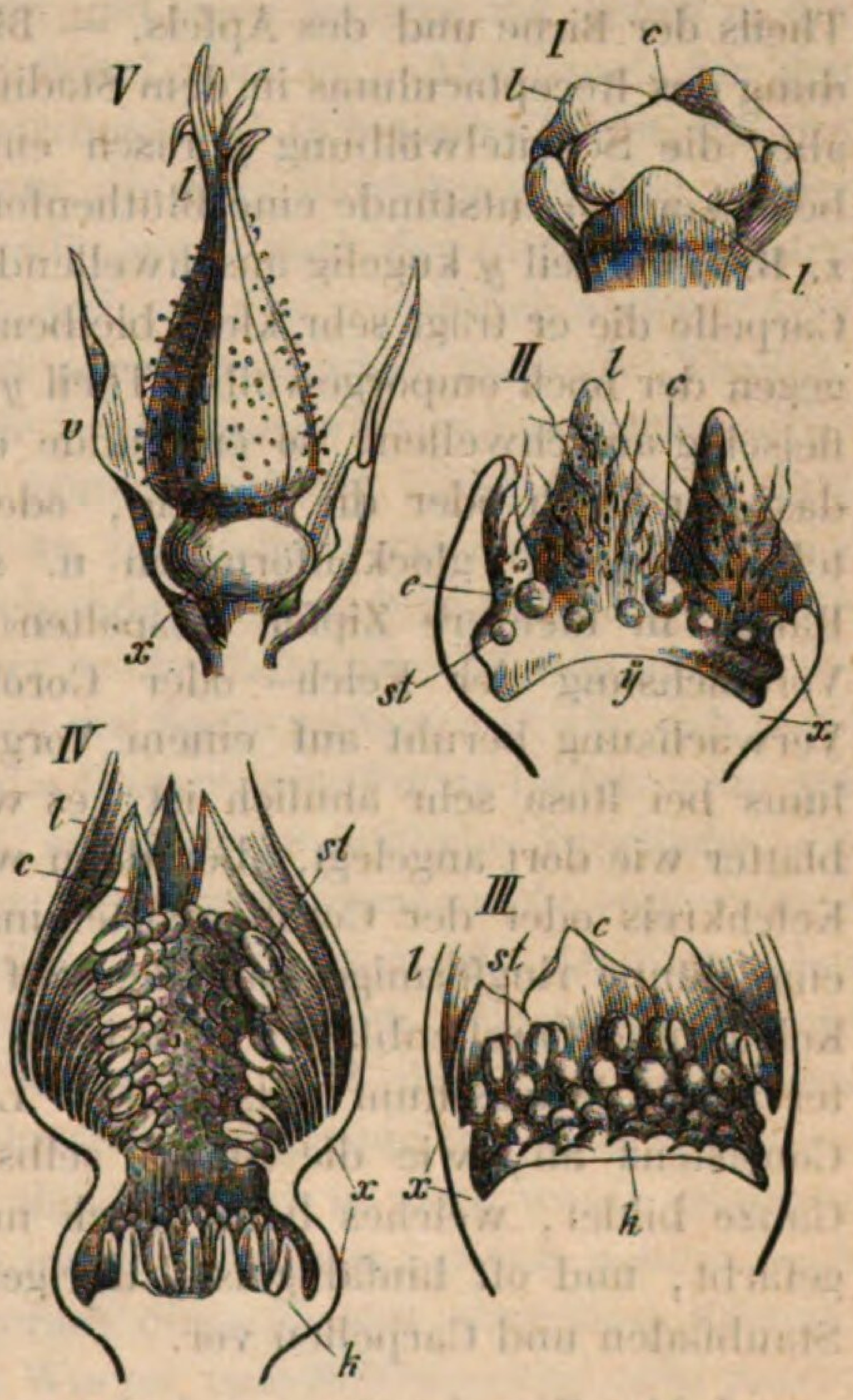


Fig. 144. Rosa alpina, Entwickelung der Blüthe nach Payer (Org. de la fleur).

her noch niedrig, napfartig; jetzt ist er hoch emporgewachsen, dabei ist auch sein Umfang an der Basis stärker, oben, wo er die Staubfäden trägt, viel schwächer gewachsen, er bildet jetzt eine unten weite, oben enge Urne, auf deren Grunde die noch jungen Carpelle stehen; das Wachsthum fährt in dieser Weise noch lange bis zur Reife der Früchte fort. Die Wand des Receptaculums x ist also dadurch entstanden, dass eine zonenförmige Gewebemasse an der Insertionszone der Kelch-, Blüthen- und Staubblätter durch intercalares Wachsthum einen napfähnlichen Ring bildete, der nun seinerseits durch intercalares Wachsthum sich weiter ausbildet. Auf einem ähnlichen Vorgange beruht die Bildung des fleischigen saftigen Theils der Birne und des Apfels. — Bliebe bei der Blüthenentwickelung die Bildung des Receptaculums in dem Stadium *II* unserer Fig. 144 stehen, würde dann aber die Scheitelwölbung y rasch emporwachsen und sich mit Carpellen dicht bedecken, so entstünde eine Blüthenform, wie bei Geum; würde in diesem Falle z. B. der Theil y kugelig anschwellend, fleischig und saftig werden, während die Carpelle die er trägt sehr klein bleiben, so entstünde eine Erdbeere; würde dagegen der hoch emporgewölbte Theil y dünner bleiben, seine Carpelle aber saftig, fleischig aufschwellen, so entstünde eine Brombeere. Bei Blüthen ist es häufig, dass der Kelch oder die Corolle, oder jedes von beiden, aus einem einzigen tellerförmigen, glockenförmigen u. s. w. Stück besteht, welches nur am Rande in mehrere Zipfel »gespalten« erscheint; man spricht dann von einer Verwachsung der Kelch- oder Corollenblätter unter sich; diese sogenannte Verwachsung beruht auf einem Vorgange, der der Bildung des Receptaculums bei Rosa sehr ähnlich ist: es werden die einzelnen Kelch- und Corollenblätter wie dort angelegt, aber dann wächst die schmale Zone, auf welcher der Kelchkreis oder der Corollenwirtel inserirt ist, intercalar empor, es erhebt sich eine dünne ringförmige Lamelle, auf deren Rande die schon früher gebildeten Kelch- und Corollenblätter als »Zipfel« stehen; gewöhnlich nimmt diese durch intercalares Wachsthum entstandene Lamelle dieselbe Beschaffenheit, Färbung, Consistenz an, wie die Blätter selbst, so dass sie mit diesen ein gleichartiges Ganze bildet, welches beim Kelch meist grün, bei der Corolle zart und anders gefärbt, und oft hinfällig ist; übrigens kommen ähnliche Vorgänge auch an Staubfäden und Carpellen vor.

§ 24. **Wachsthumsrichtungen**[1]. Das Wachsthum der Pflanze findet nach verschiedenen Richtungen hin in verschiedener Weise statt; die äussere Gliederung der Pflanze ist das Resultat davon. Das allgemeinste Gesetz der äusseren (z. Th. auch der inneren) Gliederung lässt sich dahin ausdrücken: bei dem Wachsthum eines jeden Gliedes macht sich *eine* Richtung geltend, nach welcher hin die Wachsthumsvorgänge sich immerfort in gleicher oder ähnlicher Weise wiederholen; rechtwinkelig zu dieser Richtung nach allen Seiten hin findet das Wachsthum in wesentlich abweichender Art statt. Jene erste Richtung ist die Längsaxe oder einfach die Axe eines Gliedes, die darauf senkrechte sein Radius; die Summe aller von einem Punct der Axe ausgehenden Radien der Querschnitt[2].

1) Vergl. H. v. Mohl: »Ueber die Symmetrie der Pflanzen« in seinen Verm. Schriften; ich gehe hier von etwas anderen Gesichtspuncten aus, als der berühmte Autor.

2) Dass es sich hier trotz des Versuchs, mathematische Ausdrücke zur Geltung zu brin-

Nach dieser Verständigung können wir es nun versuchen, uns weiter über die äussere Gliederung der Pflanzen zu orientiren.

Es darf zunächst als eine Thatsache von allgemeiner Geltung betrachtet werden, dass das Wachsthum längs der Axe eines jeden Gliedes nur nach einer Richtung hin, nicht auch nach der entgegengesetzten, stattfindet; es hat daher jedes Glied eine Basis, von welcher aus sein Wachsthum nur nach einer Richtung die Axe verfolgt; bei den seitlichen Gliedern aller Art, Blättern, Zweigen, Wurzeln leuchtet diess sofort ein: ihre Ursprungsstelle am erzeugenden Gliede ist die Basis, von welcher aus die Längsaxe nur nach einer Richtung hin sich verlängert; die Längsaxe hat sozusagen einen ruhenden und einen thätigen Pol, jenen in der Basis, diesen am fortwachsenden Ende (Scheitel, Spitze). Aber auch für den Stamm und Thallus, der aus einer Fortpflanzungszelle sich zuerst bildet, gilt das Gesetz; sein Wachsthum verfolgt immer nur die eine Richtung der Axe, in der entgegengesetzten Richtung ist es unthätig, oder wenn nach der entgegengesetzten Richtung ein Längenwachsthum stattfindet, so ist es von wesentlich anderer Art; was da herauswächst ist eben kein Stamm oder eine andere Form des Thallus. So kommt es z. B. vor, dass die keimende Schwärmspore von Vaucheria, während sie nach der einen Richtung hin einen grünen Schlauch bildet, der im Stande ist Schwärmsporen und Geschlechtsorgane zu produciren, am entgegengesetzten Ende einen hyalinen, sich vielfach verzweigenden Schlauch treibt, der als Haftorgan an feste Gegenstände sich anlegt; aber solche Haftorgane können auch seitlich, d. h. unter einem Winkel zur Längsaxe der Spore auftreten [1]; die sich festsetzende Schwärmspore von Oedogonium, die Oospore von Fucus bildet, während das eine Ende wie ein Stamm fortwächst, am anderen seitliche Auswüchse als Haftorgane, deren Wachsthumsrichtung der des Hauptsprosses nicht entgegengesetzt ist, sondern mit ihr einen Winkel bildet. Noch reiner tritt das Gesetz bei der Keimung von Spirogyra, bei dem Wachsthum der sogen. Moosfrucht hervor. Bei den höheren Kryptogamen könnte es scheinen, als ob die erste Wurzel des Embryo's zuweilen in der rückwärts geführten Verlängerung des Stammes läge: allein die räumliche Orientirung der Theile des Embryo's ist noch wenig gekannt; geht man aber von dem einzigen genau gekannten Falle, von Salvinia natans (nach Pringsheim's Beschreibung) aus, so zeigt gerade diese absolut wurzellose Pflanze, dass bei den Nächstverwandten die erste Wurzel eine Seitenwurzel sein muss; ich zweifle auch nicht, dass bei Marsilia und Pilularia die erste Wurzel seitlich an der Stammaxe (der ersten Wachsthumsaxe) steht. Viel schwieriger ist es, den directen Beweis zu liefern, dass auch die Pfahlwurzel der Phanerogamen ein der Anlage nach seitliches Gebilde sei; ihre Axe fällt schon im Embryo scheinbar mit der des Stammes zusammen, sie wächst in entgegengesetzter Richtung, wie dieser; aber der Beweis, dass diess der ersten Anlage nach so sei, ist nicht erbracht; wir haben hier also eine für den Fragepunct weder negativ noch positiv verwerthbare Thatsache, während alle in dieser Richtung wirklich bekannten Thatsachen für den obigen Satz sprechen [2].

gen, doch nicht um mathematische Genauigkeit handelt, braucht kaum erwähnt zu werden; ähnlich ist es ja auch bei der Krystallographie und bei anderen Gelegenheiten.

1) Aehnlich ist es bei keimenden Moossporen.

2) Eine nach zwei entgegengesetzten Richtungen auswachsende Brutknospe von Marchan-

Indem das Wachsthum an der Längsaxe eines Gliedes fortschreitet, werden neue Querschnitte erzeugt; diese successiven Querschnitte können nun unter sich gleich oder ungleich sein; um einen leichteren Ausdruck für diese Thatsachen zu gewinnen, will ich dem entsprechend die Axen selbst als isotome und heterotome (Axen von gleichem und ungleichem Querschnitte) unterscheiden. Versucht man es, diese Ausdrücke zur Geltung zu bringen, so zeigt sich, dass die Wurzeln im Allgemeinen isotome Axen besitzen: alle Querschnitte einer Wurzel sind einander gleich; nur wenn später einzelne Stellen durch nachträgliches Dickenwachsthum knollig anschwellen, wird diese Gleichheit gestört; diese Störung hat aber mit dem ursprünglichen Längenwachsthum nichts zu thun; in hohem Grade isotom sind viele Conferven, die Stämme der Muscineen, der Equiseten, der Baumfarne, der Cycadeen und Coniferen, vieler Mono- und Dicotylen, wenn man einstweilen davon absieht, das periodische Auftreten von Blättern am fortwachsenden Stammende als Ungleichheiten der successiven Stammquerschnitte anzusehen. Nicht isotom, also heterotom sind die Wachsthumsaxen aller Blätter und blattähnlich geformten Thallome (wie die von Laminaria u. a.); indem das Wachsthum längs der Blattaxe fortschreitet, werden schon der Anlage nach verschiedene Querschnitte erzeugt; der Querschnitt dicht an der Basis des Blattes ist immer verschieden von dem an seiner Spitze, auch bei den einfachsten Blättern, wie denen der Moose; wenn das Blatt Scheide, Stiel und Lamina bildet, so fällt diess sofort auf. — Ist die Axe irgend eines Gliedes heterotom, so können die verschiedenen Querschnitte rhythmisch wechseln oder es findet eine acropetal fortschreitende Veränderung der Querschnitte statt. Ein rhythmischer Wechsel der Querschnitte ist z. B. dann vorhanden, wenn an bestimmten Querschnitten Auswüchse, z. B. Blätter, an anderen Querschnitten aber nicht erzeugt werden; dieser rhythmische Wechsel kann schon der ersten Anlage nach da sein, wie z. B. am Stamme von Chara, wo immer bestimmte Querscheiben einen Quirl, andere Internodien bilden, oder der Wechsel der Heterotomie tritt erst durch weitere Ausbildung ein, wie am Stamme von Salvinia, Equisetum u. s. w. Eine acropetal fortschreitende Heterotomie ist dagegen den allermeisten Blättern eigen, jeder folgende Querschnitt eines Blattes liefert ein anderes Bild. Ist das Blatt lang, so kann es stellenweise rhythmische Heterotomie zeigen, wie bei vielen gefiederten Blättern, wo die Mittelrippe sich zu den Blättchen, wie der Stamm zu den Blättern verhält. Die acropetal fortschreitende Heterotomie endigt gewöhnlich mit dem Aufhören des Wachsthums längs der Axe: fortschreitend heterotome Axen sind also meist begrenzt; so ist es gewöhnlich bei Blättern, so auch an Stammaxen, die nach und nach verschiedene Blattformen bilden (zumal Blüthenaxen); die rhythmisch heterotomen und die isotomen Axen sind dagegen meist unbegrenzt, so z. B. Stämme, welche nur gleichartige Blätter bilden [1]; hier tritt aber nicht selten der Fall ein, dass die Axe durch Dichotomie begrenzt oder in zwei gleichartigen Schenkeln (Gabelzweigen) fortgeführt wird (Selaginellen).

tia polymorpha könnte als wirkliche Ausnahme erscheinen; allein die ursprüngliche Wachsthumsrichtung der Brutknospe ist rechtwinkelig zur Verbindungslinie beider Scheitelpuncte, die beiden Scheitel gehören zweien Seitensprossen der Knospe an.

1) Die unbegrenzt fortwachsende Axe mancher Farnblätter (z. B. Nephrolepis) verhält sich äusserlich ähnlich; wenn aber die Fiederung, wie Hofmeister angiebt, durch Dichotomie entsteht, so wäre das Wachsthum viel complicirter.

Vergleicht man ferner die Radien eines Querschnitts unter sich, so können sie alle gleich sein oder sie sind ungleich; im ersten Fall ist der Querschnitt kreisförmig, im anderen Fall kann er jede beliebige Form haben. Kreisförmig ist fast immer der Querschnitt der Wurzeln, nicht selten bei Stämmen und Thallomen, sehr selten bei Blättern. — Unter den zahlreichen Fällen, welche der Querschnitt mit ungleichen Radien darbietet, sind besonders drei Formen von Interesse: 1) Einfache Symmetrie. Der Querschnitt ist nur durch einen Diameter symmetrisch theilbar, oder wenn die Querschnitte in dieser Beziehung unter sich gleich sind, so ist nur eine die Axe enthaltende Ebene denkbar, durch welche die Pflanze oder das Glied symmetrisch getheilt wird; so ist es bei den allermeisten Blättern, eine durch den Insertionsmittelpunct der Blattbasis gelegte Ebene, die den Stamm radial schneidet, enthält auch die Wachsthumsaxe des Blattes, und theilt dieses symmetrisch in eine rechte und linke Hälfte; da die Oberseite des Blattes von seiner Unterseite meist verschieden ist, so würde eine senkrecht zur vorigen durch die Blattaxe gelegte Ebene zwei unsymmetrische Hälften ergeben. Anders verhalten sich Stämme mit zweizeilig alternirenden, nach $1/2$ gestellten Blättern; auch sie sind nur durch eine Ebene symmetrisch theilbar, durch diejenige Ebene nämlich, welche durch sämmtliche Insertionsmittelpuncte der Blätter und also auch durch die Stammaxe geht; jede beider Stammhälften besitzt von jedem Blatte die Hälfte; eine dazu senkrechte Ebene durch die Stammaxe gelegt, würde auch hier unsymmetrisch theilen; jede Längshälfte des Stammes besässe eine der beiden Blattreihen ganz, allein alle Blätter der einen Reihe stehen an anderen Querschnitten als die der anderen Reihe, man müsste, abgesehen von anderen Verhältnissen, die beiden Hälften longitudinal verschieben, um die Blätter beider auf dieselben Querschnitte zu stellen; dann erhielte man zweigliedrige aber superponirte (nicht decussirte) Wirtel, ein Fall, der, wie es scheint, niemals vorkommt. — 2) Zweifache und mehrfache Symmetrie. Die aufrechten Stämme mit decussirter Blattstellung lassen sich dagegen durch zwei rechtwinkelig sich schneidende Ebenen symmetrisch theilen, aber die Symmetrie ist jedesmal eine andere, je zwei Hälften sind unter sich symmetrisch, mit den beiden Hälften, die durch die andere Theilung entstehen, unsymmetrisch; jede symmetrisch theilende Ebene geht durch sämmtliche Insertionsmittelpuncte der halben Anzahl vorhandener Blätter; durch eine Theilung erhält man zwei Stammhälften, deren jede zwei Reihen halber, quirlig gestellter Blätter und eine Reihe ganzer Blätter enthält; die andere Theilung liefert zwei ebenso beschaffene Hälften, aber die entsprechenden Puncte sind gegenüber der vorigen Theilung um je ein Internodium verschoben. — Es leuchtet ein, dass bei mehrgliedrigen, alternirenden Blattquirlen so viele symmetrische Theilungen denkbar sind, als die Quirle Blätter haben; doch werden hier die Verhältnisse viel complicirter und die ganze Betrachtung verliert an Interesse, wenn die Quirle durch longitudinale Verschiebung entstehen. Die Blüthen sind meist Axen mit mehreren alternirenden Blattquirlen, sie werden regelmässig genannt, wenn die Zahl der symmetrisch theilenden Ebenen gleich ist der der Glieder eines Quirls. Häufig sind aber die Glieder der Quirle einer Blüthe ungleich ausgebildet, und dann ist es der gewöhnliche Fall, dass nur eine symmetrisch theilende Ebene denkbar ist; solche Blüthen werden symmetrische (nach einem ungenauen Ausdruck unregelmässige) genannt. — 3) Die Asymmetrie ist bei Blättern seltener

als die Symmetrie, ausgezeichnet unsymmetrisch sind z. B. die der Begonien; desto häufiger ist der unsymmetrische Bau bei Stämmen, besonders wenn man die Blätter als Theile des Stammes betrachtet. Sehr deutlich tritt diess z. B. hervor bei Salvinia: legt man durch den horizontalen Stamm eine verticale Ebene, welche die Wachsthumsaxe enthält, so bekommt man zwei unsymmetrische Längshälften; an jedem Knoten enthält eine Hälfte zwei Blätter, die andere Hälfte nur eines und in anderer Stellung; legt man eine Ebene horizontal durch die Axe, so hat die untere Hälfte zwei Reihen fädiger Wasserblätter, die obere vier Reihen breiter Luftblätter. — Alle Stämme mit schraubiger Blattstellung sind unsymmetrisch, es giebt bei ihnen keine den Stamm radial schneidende Ebene, die ihn so halbirte, dass die eine Längshälfte das Spiegelbild der anderen wäre.

Die hier über die Symmetrie ausgesagten Sätze gelten sämmtlich nur für die ausgebildeten Glieder und für ihre äussere Form, die wir uns als eine ruhende, nicht werdende, sondern gewordene denken, und auch in diesem Falle würde die Symmetrie aufhören, wenn man sehr genau zu Werke gehen wollte; die Betrachtung der Entwickelungsgeschichte und der inneren Differenzirung würde zeigen, dass Symmetrie in strengerem Sinne nur äusserst selten, vielleicht niemals vorkommt. Die Symmetrie kann anfänglich vorhanden sein und später gestört werden; so ist die Stammspitze von Salvinia vor den jüngsten Blättern durch eine horizontale Ebene (die Stammspitze horizontal gedacht) symmetrisch theilbar, mit der Blattbildung wird diese Symmetrie in Asymmetrie übergeführt; ähnlich ist es bei Chara, wo die Scheitelzelle und ihre Segmente symmetrisch, sogar allseitig symmetrisch sind; diese Symmetrie wird selbst durch die in der Knotenscheibe zuerst auftretende Längswand noch bestätigt; mit der Bildung des Quirls hört aber die Symmetrie sofort auf; die beiden Hälften eines Quirls sind nicht einmal rechts und links an der primären Theilungswand der Knotenscheibe symmetrisch, sie sind verschieden alt, verschieden gross und die Axelknospe am ersten Blatte des Quirls stört die Symmetrie vollends. — Ebenso wenig stimmen die äusseren Umrisse des Querschnitts mit der Vertheilungsweise der Gewebesysteme im Inneren überein; es tritt diess schon an den Wurzeln deutlich hervor: ist der Querschnitt kreisförmig, so können 2, 3, 4, 5, 6 . . . parallele Fibrovasalstränge vorhanden sein, bei den Stämmen sind die Stränge meist nicht einmal parallel; zumal die Blattspurstränge der Phanerogamenstämme sind auf dem Querschnitt weder regelmässig noch symmetrisch vertheilt.

Die im Texte zusammengestellten Bemerkungen sollen einfach den Anfänger auf eine Betrachtungsweise der Pflanzenform aufmerksam machen, die in neuerer Zeit leider wenig gepflegt worden ist, obwohl sie in erster Linie dazu beitragen würde, allgemeinere Gesichtspuncte und Ausdrücke für die Wachsthumsvorgänge in der Pflanzenwelt zu gewinnen; hier aber ist kein Raum zu weiteren Ausführungen. Nur die Bemerkung sei nicht unterdrückt, dass man mit dem Worte Symmetrie nicht selten zu freigebig gewesen ist.

Eine Wahrnehmung von tieferem Interesse knüpft sich an die Vorkommnisse der einfachen Symmetrie (siehe oben). Wo eine Pflanze oder ein Glied einfach symmetrisch gebaut ist, scheint immer eine äussere Ursache dafür vorhanden zu sein: die Symmetrie der Blätter hängt offenbar mit ihrer Stellung am Stamm, aus dem sie hervorwachsen, mit ihrer Lage zur verticalen Richtung der Schwerkraft, mit der Vertheilung der Last am Stamme u. dgl. innig zusammen. Bei vielen Selaginellen ist der Stamm durch eine Ebene beinahe symmetrisch theilbar, die der Richtung des einfallenden Lichts entspricht; der Stamm hat eine Licht- und eine Schattenseite, die beide durch die symmetrisch theilende Ebene halbirt

werden. Bei den Lebermoosen ist es noch ungewiss, ob ihre Symmetrie auf der Beleuchtung oder der Wirkung der Schwerkraft, oder auf beiden beruht. Schon Mirbel zeigte, dass die beiden Seiten einer Brutknospe von Marchantia indifferent und gleichartig sind; sobald aber die Brutknospe einige Zeit mit der einen flachen Seite nach unten, mit der anderen nach oben gekehrt liegt (in einem beleuchteten Raum ist also die Unterseite zugleich Schattenseite), so treibt jene Wurzelhaare, und von jetzt ab ist es entschieden, dass diese Seite fernerhin blattartige Lamellen bildet, dass ihr Gewebe chlorophyllfrei bleibt, während die Oberseite ihre merkwürdigen Intercellularräume, Chlorophyllzellen und Spaltöffnungen bildet; die Pflanze wächst horizontal fort und ist fortan nur durch eine verticale Ebene symmetrisch theilbar, Ober- und Unterseite sind unsymmetrisch; an der Brutknospe waren auch Ober- und Unterseite unter sich symmetrisch; die zweifache Symmetrie ist also durch äussere Einflüsse in einfache Symmetrie verwandelt worden.

Bei den laubigen Flechten und Lebermoosen, die an verticalen Flächen angeschmiegt hinwachsen, steht die symmetrisch theilende Ebene senkrecht auf dieser Unterlage (Baumstämmen, Felsen); theilweise mag hier das Licht den Gegensatz von Ober- und Unterseite bewirken, doch ist denkbar, dass auch die blosse Berührung der jungen Gewebe mit einer festen Unterlage dabei mitwirkt[1].

Hier mag auch das Verhalten der Hutpilze kurz erwähnt werden; die gestielten sind meist durch sehr zahlreiche verticale Ebenen symmetrisch theilbar; die ungestielten, deren Hut seitlich einem festen Körper (Baumstamm u. s. w) aufsitzt, sind nur durch e i n e, auf diesem rechtwinkelige und verticale Ebene symmetrisch zu theilen.

Symmetrisch sind ferner oft die seitlichen Blüthen an monopodialen Inflorescenzen, ihre symmetrisch theilende Ebene steht vertical (vergl. II. Buch über die Blüthe der Angiospermen).

§ 25. **Generationswechsel.** Das Wachsthum jeder Pflanze folgt eine Zeit lang einem bestimmten Gesetz, d. h. die einzelnen Wachsthumsvorgänge, die wir bisher betrachtet haben, wiederholen sich in einer specifisch bestimmten Ordnung. Wir haben einige Beispiele solcher Wachsthumsgesetze an den Characeen, Equiseten, Salvinia u. a. näher kennen gelernt, und die Aufgabe des II. Buchs wird es sein, die Wachsthumsgesetze in allen Classen des Pflanzenreichs, so weit sie bekannt sind, vorzuführen. Kennt man z. B. die wesentlichen Wachsthumsvorgänge in einer Knospe von Equisetum, so kennt man sie von allen Knospen desselben, denn in jeder Knospe wiederholen sich dieselben Vorgänge, und so lange ein und derselbe Axentheil sich verlängert, so lange währt auch die Wiederholung der Processe, die gleich bei der ersten Anlage dieses Sprosses sich geltend machten. Die Hunderte von Internodien, Blättern, Wurzeln, die nach und nach an einem sich weit ausbreitenden Stock von Equisetum entstehen, sind sämmtlich nach demselben Wachsthumsgesetz gebildet worden; zwar treten auch kleine Abänderungen auf, und die spätere Ausbildung gleichnamiger Theile kann eine sehr verschiedene sein: die Blätter, die sonst scheidig verwachsene Quirle darstellen, werden am Gipfel der fruchtbaren Axen in Quirle gestielter Schilder verwandelt, deren jeder mehrere Sporangien trägt. Allein gerade dadurch macht sich die Existenz eines bestimmten Wachsthumsgesetzes erst recht geltend, insofern trotz der physiologisch verschiedenen Verwerthung der Glieder (die wir als Metamorphose bezeichnen) diese doch immer morphologisch gleichartig sind.

1) Bei Pflanzen oder Pflanzentheilen, die in e i n e r Ebene verzweigt sind, kann die symmetrisch theilende Ebene mit jener zusammenfallen (viele aufrechte Florideen), oder senkrecht auf ihr stehen (Lebermoose, Laubflechten, Selaginellen).

Bei jeder Pflanze aber tritt wenigstens einmal im Laufe der Entwickelung ein Wendepunct ein, wo das bisher befolgte Wachsthumsgesetz plötzlich verlassen wird, und fortan folgt das Wachsthum einem wesentlich anderen Gesetz; eher oder später wird auch dieses wieder verlassen und das erste Wachsthumsgesetz wieder zur Geltung gebracht. Jeder derartige Wendepunct kommt in einer einzelnen, bestimmten Zelle zur Geltung, auch wenn das Wachsthum bis dahin Tausende von Zellen erzeugt hatte. In diesem periodisch wechselnden Auftreten verschiedener Wachsthumsgesetze im Entwickelungskreis einer Pflanze liegt das Wesen des Generationswechsels.

Die Laubmoose zeigen uns Beispiele eines sehr vollständigen und klar ausgesprochenen Generationswechsels, den wir zur Erläuterung des Gesagten etwas näher betrachten wollen (man vergleiche damit den Artikel »Laubmoose« im II. Buch). Der ganze Entwickelungskreis eines echten Laubmooses vollendet sich in mindestens drei Generationen, nämlich 1) dem aus der Spore entstehenden Protonema, 2) dem aus dem Protonema hervorgehenden blättertragenden Stamm und 3) dem durch Befruchtung auf dem Laubstamm entstehenden Gebilde (der sogen. Moosfrucht), welches selbst die ungeschlechtlichen Sporen erzeugt. Jedes dieser Gebilde ist morphologisch ganz verschieden von den anderen, jedes entsteht aus einer Zelle des vorigen, jedes nach einem wesentlich verschiedenen Wachsthumsgesetz. Gemeinsam ist ihnen, dass das Wachsthum jedesmal einer Längsaxe folgt, dass jedesmal eine sich theilende Scheitelzelle vorhanden ist; verschieden ist die Art, wie diese Scheitelzelle durch Theilungen Segmente bildet, verschieden besonders die Wachsthumsverhältnisse der Segmente selbst und die darauf beruhende Gliederung jeder Generation. Das Wachsthumsgesetz des Protonema's lässt sich folgendermaassen ausdrücken: die Spore wächst an einem Ende einer Längsaxe folgend fort, der so entstehende Schlauch theilt sich zunächst durch eine Querwand in eine Scheitelzelle und eine Gliederzelle; jene bildet immer fortwachsend durch Quertheilungen immer neue Gliederzellen, die ihrerseits keine weiteren Theilungen erfahren, es entsteht also eine Zellreihe ohne intercalare Theilungen. Die Gliederzellen können aber immer unmittelbar hinter der vorderen Querwand einseitig auswachsen, was bei der Scheitelzelle niemals geschieht; jeder Auswuchs (Fadenzweig) verhält sich, so lange er wächst, dem Mutterfaden ähnlich, doch kann das Längenwachsthum ein begrenztes oder unbegrenzt sein. — An der Scheitelzelle eines Zweiges, der nur eine oder wenige Gliederzellen besitzt, und aus einem der unteren Glieder eines Seitenzweigs des Protonema's entspringt, beginnt plötzlich die Bildung der zweiten Generation, des Laubstengels; die erwähnte Scheitelzelle verlängert sich langsamer, theilt sich nicht mehr durch Querwände, sondern durch schiefe nach drei Seiten gewendete Scheidewände, von denen jede folgende die beiden vorhergehenden schneidet; die Scheitelzelle wird somit dreiseitig verkehrt pyramidal, und bildet nun drei Reihen von Segmenten, die gewöhnlich durch Drehung schraubig werden. Jede Segmentzelle wächst auswärts hervor; der Auswuchs wird unter vielfach wiederholten Theilungen zu einem Blatt, der innere untere Theil jedes Segments bildet unter wiederholten Zelltheilungen $1/3$ einer Stammquerscheibe. Hin und wieder, je nach der specifischen Natur des Mooses wird neben einem Blatte eine neue Stammscheitelzelle gebildet, die sich wie die vorige verhält. — Eher oder später werden Geschlechtsorgane, Antheridien und Archegonien erzeugt, die wahrschein-

lich immer seitliche Gebilde der Stammaxe sind; in dem Archegonium wird eine einzelne, innere Zelle, die befruchtete Eizelle, zur Mutterzelle der dritten Generation; sie wächst in Richtung der Archegoniumaxe aufwärts sich verlängernd fort; es wird ein spindelförmiger Gewebekörper gebildet, dessen Längenwachsthum von einer Scheitelzelle vermittelt wird, die nach zwei Richtungen hin alternirende Segmente bildet, deren jedes wieder zahlreiche Gewebezellen erzeugt. Das Scheitelwachsthum dieser sogen. Moosfrucht ist begrenzt; sobald es aufhört, entsteht unter der Spitze des spindelförmigen Körpers eine kugelige, längliche, meist symmetrische Anschwellung, die junge Sporenkapsel; im Inneren derselben liefert eine einzige ringförmige, zur Axe concentrische Zellenschicht die Mutterzellen der Sporen; mit der Bildung der Sporen schliesst der Kreis des Generationswechsels; aus jeder Spore geht wieder ein Protonema hervor. — [Bei manchen Moosen (Sphagnum, Tetraphis, vergl. II. Buch) wird noch eine vierte Generation zwischen das Protonema und die Laubpflanze eingeschoben, indem an dem Protonema zunächst ein flächenförmiger Gewebekörper (Flächenvorkeim) entsteht, an welchem die blattbildende Axe hervorspriesst].

Das aus der ungeschlechtlichen Spore hervorgehende Protonema ist ein Thallus, die aus diesem Thallus entstehende, Geschlechter bildende Pflanze ist ein Cormophyt mit Stamm und Blättern, die aus der befruchteten Eizelle im Archegonium entstehende Generation (die sogen. Moosfrucht) ist wieder ein Thallus, insofern sie keine Differenzirung von Stamm und Blatt erfährt. — Die Moose stehen in dieser Hinsicht in der Mitte zwischen den Thallophyten (Algen, Pilzen, Flechten) einerseits, und den Gefässpflanzen andrerseits; bei jenen ist ebenfalls der Generationswechsel sehr verbreitet (vielleicht ausnahmslos vorhanden), aber jede Generation eines Entwickelungskreises ist ein Thallus von verschiedenem Wachsthum; oft sind hier die Unterschiede der einzelnen Wechselgenerationen sehr gering. — Bei den Gefässkryptogamen (Farne, Equiseten, Ophioglosseen, Rhizocarpeen und Lycopodiaceen) ist der Generationswechsel einfacher, es sind immer nur zwei Wechselgenerationen vorhanden, diese aber ungemein verschieden: aus der ungeschlechtlich erzeugten Spore entsteht ein kleines Thallom mit Geschlechtsorganen (das Prothallium), aus der befruchteten Eizelle des letzteren bildet sich der an sich ungeschlechtliche, sporenbildende Cormophyt, ein Stamm mit Blättern und echten Wurzeln. Im II. Buch werden wir sehen, dass das Endosperm der Phanerogamen dem Prothallium der höheren Kryptogamen entspricht, dass somit auch in dieser Pflanzengruppe ein Generationswechsel besteht: die bewurzelte, mit Stamm und Blättern versehene Pflanze der Phanerogamen ist die eine Generation, das oft sehr rudimentäre Endosperm die andere Generation, die hier aber in jener eingeschlossen bleibt. Das Endosperm ist gleich dem Prothallium der höheren Kryptogamen ein Thallusgebilde.

Abgesehen von vielen noch nicht hinreichend erforschten Thallophyten ist also der Generationswechsel im Pflanzenreich eine allgemeine Erscheinung.

Andere Schriftsteller brauchen das Wort »Generationswechsel« in einem weiteren Sinne, indem sie es auf rein physiologische Verhältnisse übertragen. So bezeichnet man z. B. das Verhältniss der seitlichen Blüthensprosse der Phanerogamen zu den nichtblühenden Laubsprossen derselben Pflanze als einen Generationswechsel (vergl. A. Braun: »Verjüngung in der Natur«); allein der Blüthenspross einer Pflanze bildet sich nach demselben Wachsthumsgesetz wie der nichtblühende Laubspross, beide sind nicht morphologisch, sondern physio-

logisch verschieden; wir haben aber für die physiologisch verschiedene Ausbildung morphologisch gleichwerthiger Pflanzentheile den Ausdruck »Metamorphose«; es ist ein Fall von Metamorphose, wenn eine Pflanze ausser blossen Laubsprossen auch Blüthensprosse bildet; es dürfte also überflüssig sein, dieselbe Thatsache noch ausserdem durch den Ausdruck »Generationswechsel« zu bezeichnen; mir scheint es zweckmässiger, als Generationswechsel ausschliesslich die morphologische Verschiedenheit der immer aus einzelnen Zellen hervorgehenden Generationen in einem Entwickelungskreis zu bezeichnen; folgt man der anderen Anschauungsweise, so verliert der Begriff Generationswechsel jede scharfe Grenze, während die von mir oben aufgestellte Definition eine der wichtigsten Thatsachen auf dem Gebiete der Botanik scharf umgrenzt, und zugleich gewinnt dadurch der Begriff »Metamorphose« eine zwar engere, aber schärfere und also wissenschaftlich brauchbarere Umgrenzung.

Zweites Buch.

Specielle Morphologie und Grundzüge der Systematik.

Erste Gruppe.

Die Thallophyten.

Die unter diesem Namen zusammengefassten Pflanzen, die Algen, Pilze und Flechten zeigen sehr verschiedene Structur; auch ihre Entwickelungsgeschichte lässt sich nicht, wie es bei den anderen Gruppen möglich ist, auf einen für alle gemeinsamen Ausdruck zurückführen. Dennoch ist es gerechtfertigt, wenn man sie in eine Gruppe zusammenfasst, weil auch zwischen den verschiedensten Formen zahlreiche Uebergangsformen liegen und so Verwandtschaftsreihen darstellen, durch welche auch die scheinbar gar nicht verwandten Abtheilungen verknüpft werden. Von den einfachsten Algen ausgehend, führen nicht nur verschiedene, mehr oder minder zusammenhängende Verwandtschaftsreihen zu den höchst entwickelten Algenformen, sondern an jene knüpfen sich auch die niedrigst organisirten Pilze an, sanft abgestufte Uebergänge zu den verschiedensten, oft höchst eigenthümlich gebauten Pilzen vermittelnd, die von allen Algen weit verschieden sind. Andererseits sind im Thallus der Flechten zweierlei Formelemente innig vereinigt, von denen das Eine verschiedenen niederen Algenformen gleicht, während das Andere von echten Pilzen nicht zu unterscheiden ist. So strahlen von den einfachsten Algen, wie von einem gemeinsamen Centrum die verschiedenen Reihen der Algen, Pilze und Flechten aus.

Die Pilze und Flechten sind von allen übrigen Pflanzen so auffallend verschieden, dass ohne ihre Verwandtschaft mit den Algen eine tiefe Kluft zwischen ihnen und jenen liegen würde; die Algen zeigen dagegen mannigfaltige Aehnlichkeiten mit anderen Kryptogamen, zumal den Characeen und den Muscineen. Die Aufgabe, eine Grenze zwischen den Thallophyten und diesen anderen Gruppen zu ziehen, reducirt sich daher wesentlich darauf, die höher entwickelten Algen von den einfachst gebauten Muscineen und den Characeen durch bestimmte Merkmale zu unterscheiden.

Man könnte den Unterschied zunächst darin suchen, dass die Algen eben Thallophyten sind, dass ihrer Gliederung die Differenzirung in Stamm und Blätter fehle; allein so zutreffend diess für die Pilze, Flechten und viele Algen auch wirklich ist, so bedeutungslos wird das Merkmal für die höchst entwickelten Algen, bei denen in der That äussere Gestaltungsverhältnisse vorkommen, welche deutlich zeigen, dass zwischen einem hochdifferenzirten Thallus und einem blättertragenden Stamm überhaupt keine natürliche Grenze besteht. Auch würde eine auf dieses Princip basirte Unterscheidung schon desshalb illusorisch sein, weil sich unter den Muscineen zahlreiche Formen finden, deren Vegetationskörper ein wirklich gleichartiger Thallus, ohne jede Differenzirung in Stamm und Blatt ist.

Auch die Gewebebildung würde keine Merkmale liefern, durch die sich eine Grenze zwischen Thallophyten und den nächst verwandten Gruppen der Kryptogamen bestimmen liesse. Auch hier würden freilich die Pilze und Flechten sich sofort von den Muscineen und Characeen unterscheiden, aber viele Algen sind in dieser Beziehung von den Characeen und niedrigsten Muscineen nicht mehr zu unterscheiden. Den Thallophyten fehlt die Differenzirung des Gewebes in Grundgewebe und Fibrovasalstränge, sie fehlt aber auch den Characeen und meisten Muscineen; den Mangel echter Wurzeln theilen sie mit diesen allgemein. Auch ist die Gewebebildung der Thallophyten keineswegs allgemein genommen eine minder entwickelte, als bei den Characeen und Muscineen, oft besteht der Algen-, Pilz- und Flechtenkörper aus so mannigfaltigen Gewebeformen, wie sie bei jenen nicht vorkommen; dabei tritt allerdings die Thatsache hervor, dass die höher entwickelten Muscineen in dieser Beziehung den Gefässpflanzen sich schon weit mehr nähern.

Am ehesten findet sich die Möglichkeit, durch einzelne Merkmale eine Grenze zu ziehen, wenn man die Geschlechtsorgane und die Art des Generationswechsels vergleicht; um diess aber in verständlicher Weise zu thun, müssten hier die entsprechenden Verhältnisse weitläufig dargelegt werden; es ist daher einfacher, den Leser auf die betreffenden Darstellungen, die unten folgen, selbst zu verweisen. Man vergleiche vor Allem den Bau der Antheridien und Archegonien der Muscineen und Characeen mit den Antheridien und Oogonien der Algen und Pilze, noch mehr aber die Form der Spermatozoiden und den Verlauf des Generationswechsels bei den drei genannten Gruppen. Da die weiter unten gegebenen Darstellungen eben den Zweck verfolgen, die übereinstimmenden Verhältnisse und zugleich die Verschiedenheiten der drei Gruppen kenntlich zu machen, so wäre es blosse Wiederholung diess hier schon zu versuchen. Der Leser wird finden, dass diese Verhältnisse sich in wenigen Worten nicht abthun lassen, dass es vielmehr darauf ankommt, sich ein klares und detaillirtes Bild von dem Bau und der Entwickelungsgeschichte der verschiedensten Thallophyten, Muscineen und Characeen zu erwerben; mit einzelnen Schlagworten würde man immer nur willkürliche, künstliche Grenzen bezeichnen.

Classe 1.

Die Algen[1]).

Die Algen beginnen mit den kleinsten und einfachsten Formen des Pflanzenreichs, erreichen aber, auf verschiedene Weise sich vervollkommnend, höhere Organisationsstufen und häufig so beträchtliche Dimensionen und Massenanhäufung ihrer Substanz, wie wir sie erst bei viel höher organisirten Classen wiederfinden. — Die fortschreitende Vervollkommnung schlägt sehr verschiedene Wege ein, bald ist es die Differenzirung der einzelnen Zelle, bald die Verbindungsweise der Zellen, bald die äussere Gliederung, die Verschiedenheit des Wachsthums nach verschiedenen Richtungen hin, wodurch aus einfacheren Gestalten vollkommenere hervorgehen. Die Massenentwickelung der Algen wird ebenfalls auf verschiedene Art erreicht, einmal indem die einzelnen Individuen sich vergrössern, ein andermal durch Vereinigung zahlreicher Individuen zu einem genetisch und organisch verbundenen Complex, welcher der Aussenwelt gegenüber wie ein individuelles Ganze sich verhält; ersteres geschieht besonders bei den morphologisch und histologisch vollkommneren Formen (Fucaceen), letzteres bei den einfacheren Gestalten (Schleimalgen, Nostochaceen). — Betrachten wir zunächst die Differenzirung der einzelnen Zelle, so begegnen uns auf den niedersten Stufen dieser Classe Formen, wo sich kaum mehr als eine Haut und der gefärbte Protoplasmakörper, dieser wohl immer eine Vacuole bildend, erkennen lässt; höhere Formen zeigen den Protoplasmakörper differenzirt in farblose und gefärbte Portionen, es treten körnige Bildungen, meist Amylum in diesen letzteren auf; ein Zellkern, der den niedersten Formen fehlt, tritt bei den höhern deutlich hervor; der grün gefärbte Protoplasmakörper nimmt die verschiedensten Formen an, er bildet Ringe, Bänder, Sterne; schon bei den einfacheren Formen zerfällt er in Körner (Chlorophyllkörner), die bei den gewebeartig verbundenen Zellen immer vorhanden sind. Viel weniger mannigfaltig ist die Configuration der Zellhaut, wenigstens in sofern sie auf Dickenwachsthum, Schichtung und chemisch-physikalischer Differenzirung beruht. Im Allgemeinen herrscht eine Neigung zur Verschleimung der Zellhaut, die nicht selten die wichtigste Rolle bei der Entleerung der Fortpflanzungszellen spielt; dagegen ist Verholzung sehr selten, vielleicht niemals vorhanden; grössere Festigkeit gewinnt sie nur durch massenhafte Einlagerung von Kieselsäure (bei den Diatomeen) oder von Kalk (Acetabularia, Melobesiaceen); die meisten aus Zellgewebe bestehenden Algenkörper sind geschmeidig, biegsam, schlüpferig. Zuweilen ist die Zellhaut oder einzelne Schalen derselben lebhaft gefärbt; ihr Dickenwachsthum ist meist ein fast gleichförmiges am Umfang der Zelle, stärkere Vorsprünge treten oft nach aussen hin hervor; auf der Innenseite der Zellhaut macht sich das localisirte Dickenwachsthum nur bei den gewebeartig verbundenen Zellen (z. B. Fucaceen, Florideen) durch Bildung einfacher Tüpfel bemerkbar. — Eine entschiedene Differenzirung der Haut in chemisch-physikalisch verschiedene Schalen tritt an den ruhenden Fortpflanzungszellen (z. B. Vaucheria, Oedogonium, Spirogyra) oft hervor. Die

1) Umfassendere Werke über Algen: Kützing, Phycologia generalis, Leipzig 1843, und Nägeli, Die neueren Algensysteme, Neuenburg 1847. Speciellere Arbeiten sind unten citirt.

Cuticularisirung der äusseren Schichten greift niemals weit nach innen, die Cuticula bleibt gewöhnlich dünn.

Die Verbindung der Zellen mit einander ist in keiner anderen Pflanzenclasse so mannigfaltig, wie bei den Algen. Bei den einfachst organisirten Formen, wo die vegetativen Zellen, die zu einem Entwickelungscyclus gehören, unter einander fast gleich sind, erscheint ihre Verbindung zu einem Gewebe überflüssig, sie trennen sich daher nicht selten von einander, schon bei ihrer Entstehung durch Theilung und leben vereinzelt (sogen. einzellige Algen); in anderen Fällen aber, wo sie ebenfalls keine weiter wahrnehmbaren Unterschiede zeigen, bleiben sie gewebeartig verbunden, entweder als Zellreihe (Faden) oder als Zellfläche, oder als Zellkörper, je nach der Richtung des Wachsthums und der darauf senkrechten Theilungen. Unter den niedrig organisirten Algen sind zwei Formen der Gewebebildung auffallend, die Einschachtelung und die nachträgliche Verbindung vorher freier Zellen; in beiden Fällen bilden die Zellen eine Familie; bei der Einschachtelung, wie wir sie bei den Gloeocapsen und Gloeocysten finden, bildet jede Zelle, bevor sie sich theilt, eine dicke, wasserreiche Zellhaut, so dass die zweite Generation von Zellen in die Zellhaut der ersten Generation, die dritte in die der zweiten Generation u. s. w. eingeschachtelt erscheint. Zuweilen verfliessen die dicken, schleimigen Zellhäute unter einander so, dass ihre Grenzen nicht mehr zu erkennen sind (Volvocineen), in andern Fällen bildet eine genetisch zusammengehörige Zellreihe (eine linienförmige Zellfamilie) auf diese Weise eine Gallerthülle um sich, oder mehrere solche verschmelzen zu einem grösseren Gallertklumpen, in welchem die Zellschnüre eingebettet sind (Nostoc). — Seltener ist die nachträgliche Vereinigung vorher isolirter durch Theilung einer Mutterzelle entstandener Zellen und darauf folgendes gemeinsames Wachsthum; diese Vereinigung bildet eine Scheibe, wie bei Pediastrum, oder ein hohles Netz, wie bei Hydrodictyon. — Grössere Gewebekörper kommen bei den Algen nicht selten dadurch zu Stande, dass zahlreiche Zellfäden (Zellreihen) gemeinsam und dicht aneinander liegend fortwachsen und sich in entsprechender Weise theilen; es können dabei die einzelnen Fäden innig verbunden sein (Coleochaete scutata) oder locker neben einander liegen (Coleochaete soluta). — Eine gewebeartige Structur kann selbst dadurch herbeigeführt werden, dass eine und dieselbe Zelle sich vielfach verzweigt und ihre Aussackungen sich in besonderer Weise aneinander legen (Acetabularia, Udotea), so dass eine Durchschnittsansicht des Ganzen zahlreiche Zellhöhlungen sehen lässt, die aber sämmtlich nur Ausbuchtungen einer einzigen Zelle sind. — Alle diese Bildungen aber, die entweder ein Zellgewebe wirklich darstellen oder nur nachahmen, haben indessen keine grosse Zukunft im Pflanzenreich; sie bleiben auf einzelne Algengruppen beschränkt, nur der Vergesellschaftung von Zellfäden werden wir noch bei den Pilzen und Flechten in höherer Ausbildung begegnen. — Die höher entwickelten Algenformen, die zugleich fähig sind, grosse Individuen zu bilden, wie die Fucusarten, Laminarien, Sargassum, manche Florideen, zeigen die gewöhnliche Art der Gewebebildung, die hier im Pflanzenreich zuerst auftritt und bei allen Muscineen und Gefässpflanzen in vervollkommneter Ausbildung festgehalten wird; die Zellen werden durch Theilungen nach allen Richtungen hin aus einer Mutterzelle oder aus einigen schon dicht verbundenen Mutterzellen, die an einem bestimmten Puncte (Vegetationspunct) liegend sich immer regeneriren (Scheitelzellen), erzeugt und wachsen, innig vereinigt,

gemeinsam fort, so dass das ganze Gewebe als eine in zahlreiche Kammern getheilte einheitliche Masse erscheint; aber diese Gewebemasse zeigt noch nichts von jenen scharf gesonderten, durch nachträgliche Differenzirung des Urgewebes entstandenen Gewebesystemen und ihren Schichten, wie bei den Gefässpflanzen. Das ganze Gewebe bildet eine Art Parenchym, dessen Zellen aber überall dicht zusammenschliessen, ausgenommen da, wo einzelne grosse Lufträume gebildet werden sollen. Eine Differenzirung dieses Algengewebes in verschiedene Systeme ist nur insofern angedeutet, als die äusseren Lagen kleinere festere Zellen besitzen, während die inneren oft sehr gross, zuweilen besonders lang sind (manche Florideen); das ist also die erste Andeutung des Unterschiedes zwischen dem Hauptsystem und dem inneren Grundgewebe.

Die äussere Gliederung ist bei den niedersten Algen nur schwach angedeutet, durchläuft aber, wenn wir die verschiedenen Formenreihen der Classe durchgehen, die mannigfaltigsten Abstufungen. Sie macht sich zunächst dadurch geltend, dass das Wachsthum einer Axe folgt, wodurch ein langer Schlauch (Vaucheria) oder bei Intervention von Zelltheilungen, eine Zellreihe gebildet wird; in diesem Falle kann das Wachsthum entweder an allen Stellen (intercalar) fortdauern (Spirogyra) oder auf eine Gipfelzelle beschränkt sein, oder von dieser aus allmählich nach rückwärts erlöschen; eine höhere Stufe erreicht die äussere Gliederung durch die Verzweigung; zunächst ist diese eine gleichartige, die Zweige gleichen in ihrem Wachsthumsmodus der Axe, bei höher differenzirten Formen wird sie ungleichartig, die seitlichen Sprossungen bilden sich anders aus, als das sie erzeugende Axenglied. Jenes wie dieses kann an einer einzigen Zelle, an einer Zellreihe oder an einem Gewebekörper eintreten. — Die äussere Gliederung der Algen, sofern sie sich in der Bildung einer Axe mit seitlichen, nach gewissen Regeln angeordneten Auswüchsen geltend macht, zeigt auf ihren höheren Stufen bereits eine Differenzirung, die entschieden an die Unterschiede von Stamm und Blatt, zum Theil selbst an die Wurzelbildung erinnert. Bei der Gattung Caulerpa machen sich diese Verhältnisse in auffallender Weise geltend, obgleich das ganze Thallom nur aus einer einzigen Zelle besteht; sie gliedert sich in einen kriechenden Stamm mit laubblattähnlichen seitlichen, in acropetaler Ordnung entstehenden Zweigen und abwärts wachsenden wurzelähnlichen Schläuchen; in minder hohem Grade tritt eine ähnliche Differenzirung selbst schon bei den Vaucherien hervor. Noch viel mannigfaltiger differenziren sich die seitlichen Auszweigungen bei solchen Thallomen, die aus zahlreichen Zellen bestehen (Gewebekörper sind), indem sie unter ihrem fortwachsenden Scheitel in bestimmter Anordnung blattähnliche Anhängsel, stellenweise wurzelähnliche Sprossungen erzeugen (Fucaceen, die grösseren Florideen u. a.). Wenn die blattähnlichen Glieder der Thallome morphologisch nicht mehr streng von wirklich anerkannten Blättern unterschieden werden können, so ist diess bei den wurzelähnlichen allerdings der Fall, insofern man willkürlich als Wurzeln nur die mit Wurzelhauben versehenen, endogen erzeugten blattlosen Sprossungen der Gefässpflanzen gelten lässt, allein ohne diese willkürlich gewählte Begrenzung wäre es schwer, eine natürliche Grenze zwischen den wurzelähnlichen Auswüchsen vieler Algen und den Wurzeln der Cormophyten zu finden. Um bei den Algen und zum Theil den Characeen und Muscineen diesen Beziehungen einen Ausdruck zu geben, könnte man die blattähnlichen Anhängsel als Phylloiden, die wurzelähnlichen als Rhizoiden bezeichnen.

Die Verzweigung am fortwachsenden Ende des Algenstammes, insofern sie zur Bildung von Gliedern führt, die sich dem Stamme ähnlich oder gleich verhalten, also die Verzweigung im gewöhnlichen Sinne des Worts, kann seitlich (monopodial) oder dichotomisch sein; für beiderlei Verzweigungssysteme finden sich gerade bei den Algen die klarsten Beispiele. In beiden Fällen kann bei weiterem Wachsthum der ursprüngliche Charakter beibehalten werden, so dass das ausgebildete Thallom ein monopodiales oder ein gabeltheiliges ist; in beiden Fällen kann die weitere Ausbildung aber auch sympodial werden. Häufiger als bei anderen Pflanzenclassen liegen bei den Algen sämmtliche Auszweigungen (gleichartige und ungleichartige) in einer Ebene, die eine bestimmte Beziehung zum Horizont erkennen lässt, also wahrscheinlich von der Schwerkraft bestimmt wird; es gilt diess, wie es scheint, vorzugsweise von den Dichotomieen. Von besonderem morphologischen Interesse sind solche Fälle, wo bei echter oder unechter Dichotomie die Zweige seitlich zusammenschliessen und so, dem Substrat aufliegend, rundliche Scheiben bilden, die am Rande centrifugal fortwachsen (manche Coleochaeten, Melobesiaceen).

Die Fortpflanzung ist noch nicht in allen Familien der Algen hinreichend bekannt, für die meisten aber sorgfältig und von ausgezeichneten Beobachtern untersucht und bei vielen selbst besser bekannt als irgendwo sonst im Pflanzenreich. So wie im Aufbau des Vegetationskörpers überhaupt, zeigt sich auch in der Fortpflanzung eine enorme Mannigfaltigkeit und nicht selten finden sich Anklänge an die der anderen Pflanzengruppen. Wo der ganze Entwicklungscyclus genau bekannt ist, da finden sich bei derselben Species verschiedene Fortpflanzungsweisen mit Generationswechsel verbunden: ausserordentlich einfach sind die bis jetzt bekannten Fortpflanzungserscheinungen der Nostochaceen (siehe unten); bei verschiedenen anderen Gruppen werden Schwärmsporen (Zoosporen) gebildet, deren Ursprung ein ungemein verschiedener sein kann und die selbst wieder unmittelbar nach dem Aufhören der Bewegung oder erst nach längerer Ruhe keimen. Häufig, zumal bei Süsswasseralgen, findet ein Generationswechsel zwischen den aus Schwärmsporen und den aus geschlechtlicher Zeugung hervorgehenden Individuen statt. Als die einfachste Form der geschlechtlichen Fortpflanzung kann die Conjugation (bei den Conjugaten und Diatomeen) betrachtet werden, sie unterscheidet sich, allerlei Aeusserlichkeiten abgerechnet, von dem sexuellen Act der übrigen Kryptogamen überhaupt dadurch, dass die beiden sich vereinigenden Protoplasmakörper anscheinend gleichartig und gleichgross sind; sucht man aber das Wesen der geschlechtlichen Zeugung überhaupt darin, dass zur Bildung eines neuen Individuums zwei Zellen materiell zusammenwirken, so ist allerdings die Conjugation der einfachste Fall der Sexualität. Bei den Vaucherien, Oedogonien, Coleochaeten, Fucaceen u. a. wirken dagegen im Geschlechtsact zwei sehr verschiedene Gebilde zusammen, die beide den Werth von nackten Primordialzellen besitzen; die beweglichen Spermatozoiden als männliches, die sogen. Befruchtungskugel (das Ei) als weibliches Element.

Die Spermatozoiden dieser Algen sind immer rundliche oder einseitig zugespitzte, mit Cilien versehene, autonom bewegliche Protoplasmakörper, die meist in grösserer Zahl in besonderen Zellen, den Antheridien, erzeugt werden. Das Ei (Befruchtungskugel, Keimbläschen) ist immer viel (meist viele Hundertmal) grösser als das Spermatozoid und entsteht aus dem contrahirten Protoplasma einer

besonderen Zelle, die seit Pringsheim's Arbeiten als Oogonium bezeichnet wird; die Befruchtung geschieht, indem sich die Zellhaut des Oogonium öffnet und die Spermatozoiden in die Substanz des Eikörpers eindringen, was Pringsheim für die Oedogonien und Vaucherien zuerst darthat. Nach der Vermischung beider Substanzen umkleidet sich der befruchtete Eikörper mit einer Zellhaut und wird so zur Oospore, die entweder eine längere Ruhezeit durchmacht (Oedogonium) oder sogleich keimt (Fucus); die Oospore kann nach der Ruheperiode entweder eine neue Pflanze bilden (Vaucheria) oder Schwärmsporen erzeugen (Bulbochaete) oder einen Gewebekörper, aus welchem letztere hervorgehen (Coleochaete).

Sehr abweichend von den bisher genannten Formen verhalten sich die Florideen; ihre ungeschlechtliche Fortpflanzung wird durch ruhende (nicht schwärmende) Zellen vermittelt, deren gewöhnlich je vier aus einer Mutterzelle hervorgegangen (Tetrasporen), beisammenliegen; sie erinnern zunächst an die Brutknospen mancher Muscineen. Der Geschlechtsact wird von kleinen zellenähnlichen Körpern ausgeführt, denen mit den Cilien auch die autonome Bewegung fehlt; das weibliche Organ, welches vielfach von dem Oogonium der übrigen Algen abweicht, wird von Thuret und Bornet, die erst in neuester Zeit seine geschlechtliche Bedeutung entdeckten, als Trichogyne bezeichnet. Der Geschlechtsact selbst besteht hier in einer Art Conjugation, indem sich das kleine passiv vom Wasser bewegte Spermatozoid an die Trichogyne anheftet und seinen Inhalt in diese entleert. Die Folge der Befruchtung ist hier nicht die einfache Umbildung eines als Ei fungirenden Protoplasmakörpers, es treten vielmehr eigenthümliche, bei verschiedenen Florideen sehr verschiedene Wachsthumserscheinungen ein, die erst mittelbar zur Bildung von Sporen führen (Cystocarpien).

Für die Lebensweise der Algen ist, ausser den specifischen Temperaturbedürfnissen, die Coincidenz zweier Bedingungen entscheidend und maassgebend, das Wasser und die Beleuchtung. Die meisten Algen sind untergetauchte Wasserpflanzen, oder wenn sie es nicht sind, so bedürfen sie des tropfbaren Wassers doch für bestimmte Entwickelungsvorgänge, besonders zur Fortpflanzung; zuweilen werden gewisse Lebenserscheinungen davon bedingt, dass nach erfolgtem Austrocknen der Zellen eine neue Ueberfluthung mit Wasser erfolgt. — Das Licht ist für die Algen eine allgemeine Lebensbedingung, insofern sie sämmtlich auf selbständige Assimilation angewiesen sind; hier wie überall im Pflanzenreich wird diese durch das Chlorophyll vermittelt, welches mit Hülfe des Lichts Kohlensäure zersetzt und Sauerstoff abscheidet. Die Algen sind daher niemals echte Schmarotzer, obgleich sie häufig auf der Oberfläche anderer Pflanzen wohnen. Hierdurch ist zugleich das einzige Mittel zu einer scharfen, aber künstlichen Abgrenzung der Algen und Pilze gegeben; von der chlorophyllhaltigen Abtheilung der Siphoneen unter den Algen findet zu den chlorophyllfreien, schmarotzenden Phycomyceten unter den Pilzen ein so stetiger Uebergang in den morphologischen Verhältnissen statt, dass man ohne das Merkmal der Färbung die Siphoneen und Phycomyceten in eine Gruppe zusammenziehen müsste, womit aber zugleich die Grenze von Algen und Pilzen überhaupt aufgehoben wäre; thatsächlich besteht, wie eben aus dem Gesagten folgt, eine solche Grenze auch nicht; aber für die Verständigung ist es wünschenswerth, eine conventionelle (künstliche) Grenze zu haben, und diese wird in unserem Falle am besten durch die Gegenwart des Chlorophylls gezogen; alle Algen sind chlorophyllhaltig, daher selbständig assi-

milirend, alle Pilze sind chlorophyllfrei, daher Schmarotzer oder von organischen Zersetzungsproducten lebend, in ihrer Ernährung also auch vom Licht allgemein unabhängig. — Das Chlorophyll der Algen ist häufig durch die Gegenwart anders gefärbter Stoffe für das Auge verdeckt. Die Nostochaceen erscheinen trotz ihres Chlorophylls doch bläulich-grün oder spangrün, weil sie ausserdem einen in Wasser löslichen Farbstoff enthalten, der im durchfallenden Licht schön blau, im auffallenden (durch Fluorescenz) blutroth erscheint; neben beiden findet sich noch ein ledergelber dritter Farbstoff in geringer Menge, der auch die Färbung der Diatomeen bedingt; bei den Fucaceen scheint das unzweifelhaft vorhandene Chlorophyll ebenfalls durch einen ähnlichen Stoff verdeckt zu sein (Millardet); die Florideen erscheinen schön rosenroth, violett oder in ähnlichen Färbungen, weil ihrem Chlorophyll ein rother, in kaltem Wasser löslicher Farbstoff in so grosser Menge beigemengt ist, dass die grüne Färbung des Chlorophylls erst nach Extraction desselben zum Vorschein kommt. Diese farbigen Beimengungen sind auffallender Weise bei grossen, morphologisch charakterisirten Gruppen constant.

Die Systematik der Algen ist gegenwärtig in einer tiefgehenden Umwälzung begriffen; die älteren Eintheilungen der Classe in grössere Gruppen und Familien sind durch die neueren Forschungen (von Thuret, Pringsheim, De Bary, Nägeli u. a.) zum grossen Theil als unrichtig dargethan, aber diese letzteren reichen noch nicht hin, ein neues in sich geschlossenes System der Algen, den jetzigen Ansprüchen der Wissenschaft entsprechend, aufzubauen. Die Entdeckung des Generationswechsels und Polymorphismus in manchen Abtheilungen lässt die Annahme gerechtfertigt erscheinen, dass gewisse bisher nicht genau gekannte Formen blosse Entwickelungszustände unbekannter Formenkreise sein könnten, während sie bisher für eigene Gattungen und Arten gehalten wurden; so wäre es möglich, dass viele Palmellaceen, Protococcaceen und Chroococcaceen bloss Entwickelungsformen sind, deren Abkunft einstweilen noch unbekannt ist. Dieser Sachverhalt erklärt es, wenn ich im Folgenden nicht sowohl eine systematische Uebersicht, als vielmehr eine Auswahl typischer Formen vorführe, um welche sich die übrigen gruppiren.

Die Nostochaceen[1]) bilden fadenförmige, nicht verzweigte Zellreihen; die Fäden sind frei (Oscillatoria) oder in gallertartige Scheiden eingeschlossen, durch Verschmelzung dieser oft in grössere Colonieen vereinigt, die entweder rundliche oder hautartig krause Massen bilden (Nostoc). Die Fäden verlängern sich durch Längenwachsthum und Quertheilung ihrer Zellen; nur bei Sirosiphon und einigen Verwandten finden auch Längstheilungen statt; wodurch die Fäden mehrreihig werden. Die der Theilung fähigen Zellen enthalten ein homogenes oder körniges Protoplasma von blaugrüner Färbung, die aus einer Mischung von Chlorophyllfarbstoff mit dem oben genannten blauen und einem gelben Farbstoff besteht. — Bei Oscillatoria und Verwandten sind alle Zellen eines Fadens einander gleich, der Faden selbst cylindrisch, die Zellen erscheinen als kurze Querscheiben. Bei den anderen Gattungen sind die Fäden perlschnurförmig, die Zellen sphärisch oder ellipsoidisch und von zweierlei Form; die Mehrzahl derselben ist grün, theilungsfähig, sie heissen Gliederzellen; dazwischen kommen in grösseren Abständen oder am Ende des Fadens farblose, oft grössere nicht theilungsfähige Zellen, die Grenzzellen vor. — Die Fortpflanzung ist nur bei einzelnen Gattungen der letzteren Abtheilung bekannt. Nostoc besteht im entwickelten Zustand aus vielfach durcheinander gewundenen perlschnurartigen Fäden, welche einer zähen Gallerte eingebettet und so zu Colonieen von specifisch bestimmter Form vereinigt sind. Neue Colonieen werden nach Thuret folgendermaassen gebildet: die Gallert der alten wird im Wasser erweicht, die zwischen den Grenzzellen gelegenen Fadenstücke lösen sich von letzteren los,

1) De Bary in Flora 1863, p. 553 ff.

treten aus der Gallert hervor und strecken sich gerade, während die Grenzzellen in der Gallert liegen bleiben. In's Wasser ausgetreten, machen die alten Fadenstücke Bewegungen, wie die Oscillarien, und wahrscheinlich wird durch solche ihr Austritt bewirkt. Die rundlichen Gliederzellen der Fadenstücke wachsen nun quer, d. h. senkrecht zur Fadenaxe und werden scheibenförmig, worauf sie sich theilen, die Theilungsebene parallel der Axe des alten Fadens, der nun aus einer Reihe kurzer Fäden besteht, deren Wachsthumsaxe senkrecht auf der seinigen ist. Die zahlreichen so entstandenen Fäden fahren fort sich zu verlängern und ihre Zellenzahl zu vergrössern; dabei krümmen sie sich, legen sich mit ihren Endzellen an die der beiden nächst benachbarten Reihen und vereinigen sich somit sämmtlich zu einem einzigen gewundenen Nostocfaden; einzeln anscheinend ordnungslos liegende Zellen desselben werden zu Grenzzellen; unterdessen entwickelt sich auch die Gallerthülle des neuen Fadens; durch fortdauernde Massenzunahme der Gallert und Theilungen der Gliederzellen erreicht der anfangs mikroskopisch kleine Körper die Grösse einer wälschen Nuss und mehr. — Die Entwickelungsgeschichte der Rivularien wurde von De Bary beobachtet. R. angulosa bildet grünlichbraune, weiche Gallertstöcke, welche in stehenden Gewässern theils frei schwimmend, theils angewachsen vorkommen; in jenem Falle kugelig, in diesem halbkugelig; die kleinsten etwa $1/2$ Mill., die grössten etwa nussgross. Im Inneren finden sich zahlreiche radial gestellte Fäden; diese sind perlschnurartig aus rundlichen Zellen gebildet, die am peripherischen Ende jedes Fadens aber in ein gegliedertes hyalines Haar auslaufen, während am centralen Ende des Fadens eine Grenzzelle (Basilarzelle) liegt, so dass jeder Faden etwa einer Reitpeitsche zu vergleichen wäre; das zugespitzte Ende des Fadens wächst nicht, weiter abwärts bis zur Basilarzelle nimmt das Längenwachsthum und dem entsprechend die Zahl der Quertheilungen zu. — Die Fruchtbildung tritt bei den meisten Fäden einer Colonie nahezu gleichzeitig ein, indem sich die unmittelbar über der Basilarzelle liegende Gliederzelle zu einer Dauerspore ausbildet; sie wird dicker und dabei 10—14 mal so lang als dick bei cylindrischer Form und abgerundeten Enden; sie stellt nun, so zu sagen, den Stiel des peitschenförmigen Fadens dar; ihr Inhalt wird dichter, durch zahlreiche Körnchen verdunkelt, ohne indessen die blaugrüne Färbung zu verlieren; sie umgiebt sich mit einer derben, festen Membran (Scheide). Mit Beginn des Winters gingen die cultivirten Pflanzen zu Grunde, nur die Sporen sammt ihren Scheiden blieben erhalten; sie fingen im Januar an zu keimen. Die cylindrische Zelle theilt sich dabei zunächst in 4, 6, 8, 12 kürzere cylindrische Zellen; darauf wiederholt sich in sämmtlichen Zellen die Zweitheilung durch mehrere Generationen, bis der Faden, der so aus der Spore entsteht, 120 bis 150 Zellen zählt; schon vorher beginnen die Zellen sich abzurunden, der Faden wird perlschnurförmig; bei seiner Verlängerung zerreisst der Zellfaden die Hülle der Spore, er hebt den oberen Theil derselben als Kappe empor, das untere Ende des Fadens bleibt in der Scheide. Der Faden nimmt bei seiner Verlängerung an Breite ab. Hat er die doppelte Länge der Scheide erreicht, so kriecht er aus derselben hervor, die Endzellen spitzen sich zu. Darauf zerfällt der Faden in fünf bis sieben Stücke von ungefähr gleicher Länge und Zellenzahl; die Stücke schieben sich nebeneinander hin, bis sie ein Bündel oder Büschel bilden; dabei beginnt jedes Stück sich in einen peitschenförmigen Rivulariafaden umzuwandeln; die eine Endzelle wird zur Basilarzelle, am anderen Ende des Fadens verlängern sich die Zellen zu einem gegliederten Haar. — Es kommen verschiedene Abweichungen von diesen normalen Vorgängen nicht selten vor. — Der aus einer Spore hervorgehende Fadenbüschel stellt nun einen jungen Rivularienstock dar, dessen Fäden bereits in Gallert eingelagert sind. Die Vermehrung der Fäden eines jungen heranwachsenden Stockes geschieht durch scheinbare Verzweigung; d. h. eine der unteren Gliederzellen wird zu einer neuen

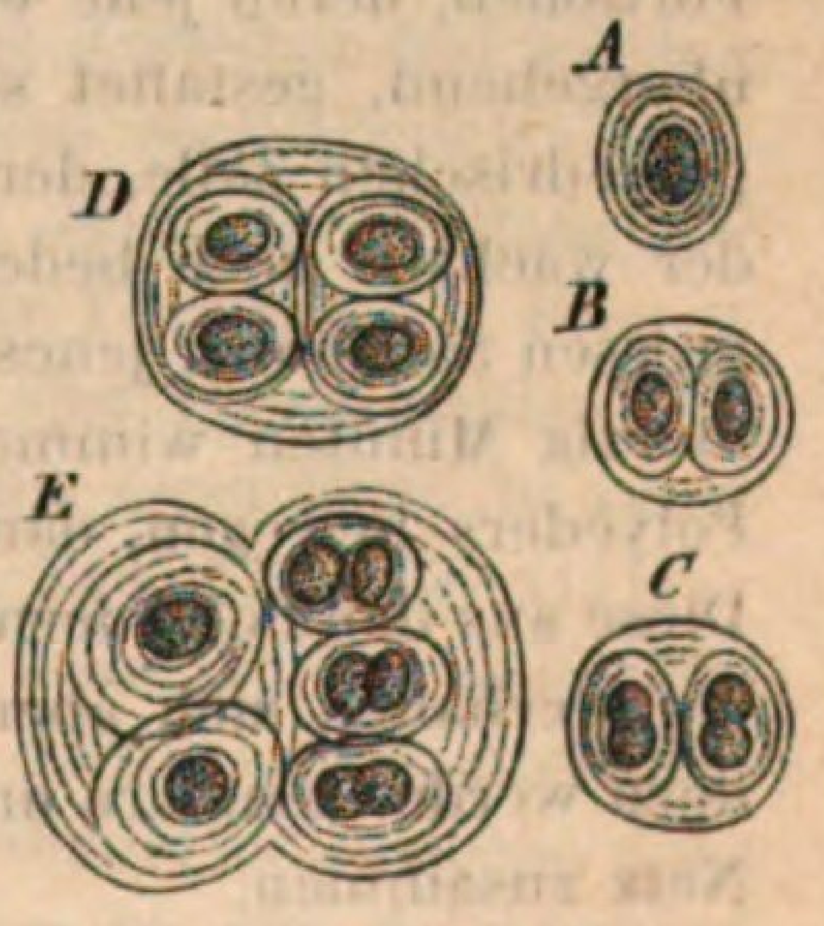


Fig. 145.

Basilarzelle, das zwischen ihr und der alten Basilarzelle liegende Fadenstück bildet sich zu einem selbständigen Faden aus, der sich neben dem Mutterfaden hinschiebt. — Es ist zweifelhaft, ob mit diesem Entwickelungsgang der ganze Formenkreis der Rivularieen und der Nostochaceen überhaupt abgeschlossen ist; es wäre nicht unmöglich, dass die Chroococcaceen, die man bisher als eigene Gattungen in eine Familie zusammenfasste, blosse Entwickelungsstadien in einem Generationswechsel der Nostochaceen darstellten. Fig. 145 zeigt einige der gewöhnlichsten Gloeocapsenformen.

Die Hydrodictyeen sind eine kleine Algengruppe, zu welcher die Gattungen Hydrodictyon und Pediastrum unzweifelhaft, nach Pringsheim aber auch wahrscheinlich noch andere, deren Entwickelungskreis noch nicht bekannt ist, gehören. Ihre Zellen enthalten reines Chlorophyll und zeichnen sich dadurch aus, dass sie eine grosse Zahl von Schwärmsporen bilden, die sich, zur Ruhe kommend, zu einer Familie vereinigen; diese ist bei den Pediastren tafelförmig, bei Hydrodictyon bildet sie ein weitmaschiges, sackartiges Netz. Ausserdem erzeugen sie kleinere Schwärmzellen, die eine lange Ruheperiode durchmachen und durch ihre weitere Entwickelung einen Generationswechsel bedingen. Aus den Forschungen A. Braun's[1]) und Pringsheim's[2]) ergiebt sich folgender Entwickelungsgang für Hydrodictyon utriculatum, welches in stagnirendem oder langsam fliessenden süssem Wasser lebt. Im erwachsenen Zustand ist das Thallom dieser Pflanze ein sackartiges Netz von mehreren Zoll Länge, die einzelnen nur mit ihren Enden verwachsenen, vier bis sechseckige Maschen bildenden Zellen sind cylindrisch und einige Linien lang; alle Zellen eines Netzes sind Schwesterzellen, die aus einer Mutterzelle sich gleichzeitig bilden. Die erwachsenen Zellen haben eine feste derbe Haut, die mit einem chlorophyllgrünen, dicken Protoplasmabeleg ausgekleidet ist und Zellsaft einschliesst. Bei der Fructification zerfällt der grüne Protoplasmasack in einigen Zellen des Netzes in grössere nackte Tochterzellen, deren Zahl 7000—20000 beträgt, in anderen Zellen aber in kleinere zu 30000 bis 100000. Nur die ersteren bilden wieder sofort neue Netze, indem sie sich zunächst etwa $^1/_2$ Stunde innerhalb der Mutterzelle zitternd bewegen und dann ein Tochternetz bilden, welches durch Auflösung der Mutterzellhaut frei wird und unter günstigen Verhältnissen in drei bis vier Wochen seine volle Grösse erreicht, indem die einzelnen Zellen um das vier bis fünf Hundertfache sich verlängern. — Die kleineren Schwärmzellen dagegen verlassen die Mutterzelle und zerstreuen sich, sie bewegen sich oft drei Stunden lang. Sie sind oval und am hyalinen Ende mit zwei langen Cilien besetzt. Zur Ruhe gelangt, werden sie kugelig und umgeben sich mit einer festen Haut. In diesem Zustand können sie monatelang austrocknen, wenn sie vor Licht geschützt sind. Nach mehrmonatlicher Ruhe beginnen diese Kugeln langsam zu wachsen; es entsteht in dem grünen Protoplasma eine Vacuole. Anfangs $^1/_{100}$—$^1/_{120}$ Mill. gross, erreichen sie so $^1/_{40}$ Mill. Ihr Inhalt zerfällt darauf durch succedane Theilung in zwei bis vier Portionen, deren jede eine grosse Schwärmspore darstellt. Nach einigen Minuten in Ruhe übergehend, gestaltet sich jede dieser grossen Schwärmsporen zu einer eigenthümlichen polyëdrischen Zelle, deren Ecken in lange, hornartige Fortsätze auswachsen. Diese Polyëder wachsen noch bedeutend heran, ihr Protoplasma wird wandständig und umgiebt einen grossen Saftraum; jenes zerfällt endlich wieder in Schwärmzellen, welche sich zwanzig bis vierzig Minuten wimmelnd innerhalb der als Sack austretenden inneren Hautschicht des Polyëders bewegen, dann zur Ruhe kommend, ein Netz in Form eines Hohlsackes bilden. Diese aus den Polyëdern gebildeten Netze bestehen nur aus zweihundert bis dreihundert Zellen, verhalten sich aber sonst den oben beschriebenen Netzen gleich. In manchen Polyëdern werden kleinere und zahlreichere Schwärmer gebildet, aber auch diese treten zu einem Netz zusammen.

Die Volvocineen bilden viereckige (Gonium) oder sphärische (Volvox, Stephanosphaera) Familien, deren Zellen in einer hyalinen Gallert eingelagert sind, aus welcher sie

1) A. Braun, Verjüngung, p. 146.
2) Pringsheim in Monatsber. der königl. Akad. der Wiss. Berlin 1860, 13. Decbr.

ihre beweglichen Cilien in das umgebende Wasser hervorstrecken; durch die Schwingungen derselben geräth die ganze Familie in eine kreisende und fortschreitende Bewegung, die hier so lange dauert, als die Familie in dieser Form besteht. Als Beispiel für die Entwickelungsgeschichte wähle ich Stephanosphaera pluvialis (nach Cohn und Wichura in Leopold. Akad. Vol. XXVI, P. I). Diese Alge findet sich hin und wieder im Regenwasser, in Vertiefungen von grösseren Steinen. Auf der Höhe ihrer Entwickelung ist die Stephanophaera (Fig. 146, *X*, *XI*) eine hyaline Kugel, in welcher, senkrecht auf ihrem Aequator stehend, acht (oder mehr) chlorophyllgrüne Primordialzellen liegen; diese sind spindelförmig (Fig. 146, *XI*), an beiden Enden mit verzweigten Protoplasmafäden der Kugelperipherie angeheftet. Diese aus einer Mutterzelle hervorgegangenen Schwesterzellen bilden eine Familie, welche um die senkrecht auf dem Zellenkranz stehende Axe rotirt. Aus jeder Zelle einer solchen Familie bildet sich, so lange die Vegetationsbedingungen (Licht, Wärme, Wasser) günstig sind, eine neue

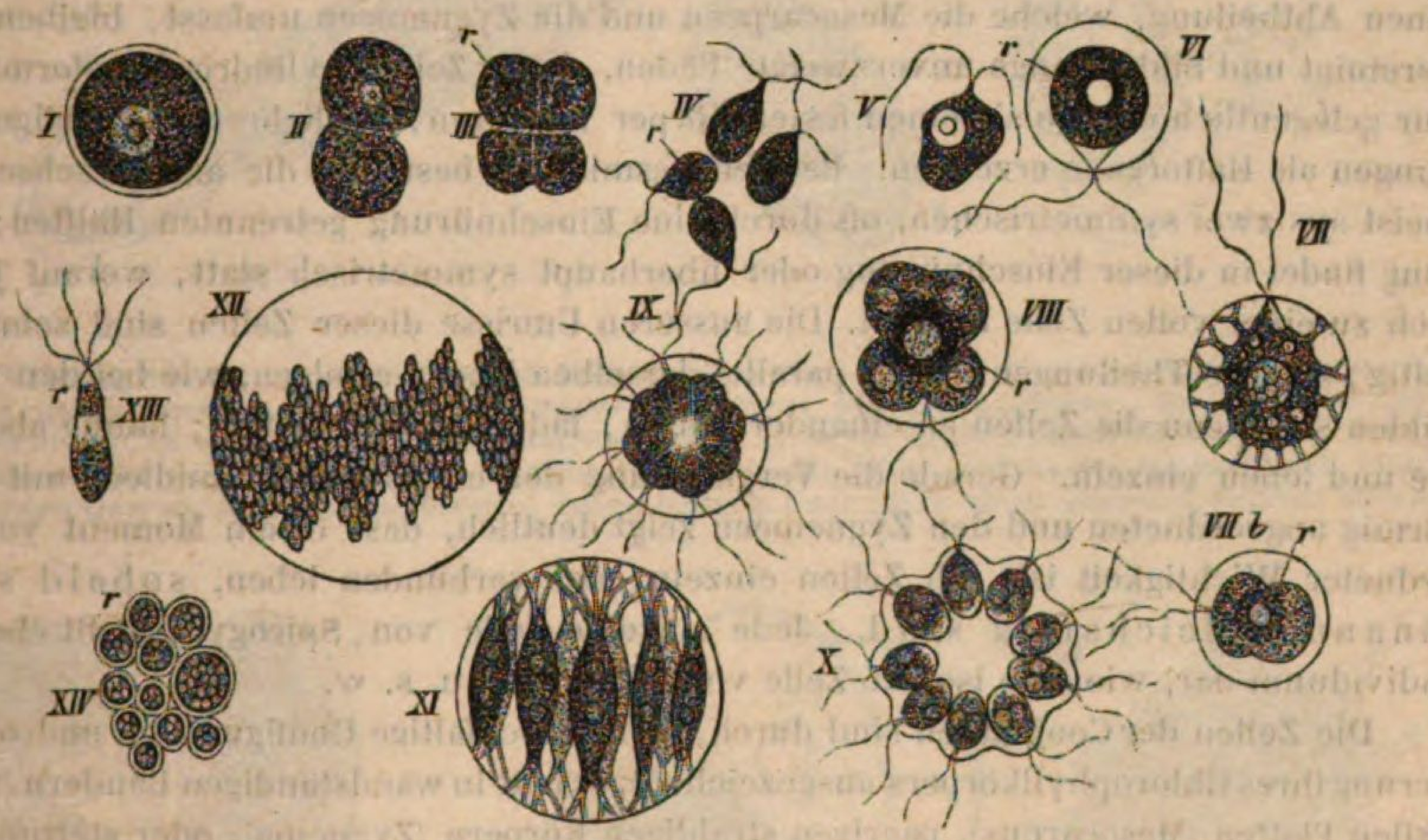


Fig. 146. Stephanosphaera pluvialis (nach Cohn und Wichura); s. den Text.

Familie; diess beginnt am Abend und wird während der Nacht vollendet. Jede Zelle theilt sich nach und nach in zwei, vier, acht Zellen, die eine achttheilige Scheibe darstellen und ihre Cilien entwickeln. Jede solche neue Scheibe bildet ihre anfangs anliegende, später sich abrundende Hülle, und so findet man zu gewisser Zeit acht junge Familien, die innerhalb ihrer Mutterzelle kreisend sich bewegen, bis sie durch Zerreissung derselben frei werden. Auf diese Weise werden mehrere Generationen beweglicher Familien nach einander gebildet. Die Reihe dieser Generationen wird bisweilen unterbrochen durch die Bildung von Mikrogonidien, d. h. kleiner Schwärmsporen, welche, aus vielfacher Theilung der Primordialzellen einer Familie hervorgehend, sich völlig isoliren, mit vier Flimmercilien sich schwärmend zerstreuen, und dann jede einzeln, unter Ausscheidung einer Haut, in runde Dauerzellen übergehen, deren Schicksal noch unbekannt ist (Fig. 146, *XII*, *XIII*, *XIV*). — Die Reihe der schwärmenden Familien-Generationen wird endlich beendigt durch die Bildung ruhender Zellen; die einzelnen Primordialzellen der letzten Familien verlieren ihre Cilien, jede umgiebt sich mit einer derben, dicht anliegenden Zellhaut; sie gleichen dann den Protococcuszellen, ähnlich wie die Dauerzellen, welche aus den kleinen Schwärmern von Hydrodictyon hervorgehen; sie häufen sich am Grunde des Wassers an und wachsen daselbst zu grösseren grünen Kugeln heran (Fig. 146, *I*), deren Farbe im ausgewachsenen Zustand in Roth übergeht; erst wenn diese Dauerzellen eine Zeit lang trocken gelegen haben, sind sie im Stande, durch Ueberfluthung mit Wasser abermals bewegliche Generationen zu entwickeln; der Inhalt theilt sich in zwei, vier (zuweilen acht) Portionen, die nach Auflö-

sung der Haut als Schwärmzellen mit zwei Cilien sich fortbewegen (Fig. 146, *II, III, IV*). Im Laufe des Tages umgeben sie sich mit einer sich abhebenden Zellhaut, und in diesem Zustand gleichen die einzelligen Schwärmer (*V, VI, VII*) denen der Gattung Chlamydococcus. Nach einigen Stunden theilt sich jeder dieser Schwärmer in zwei, vier, acht Tochterzellen, welche, in einer Ebene liegend, eine gemeinsame Zellhaut ausscheiden und jede für sich zwei Cilien entwickeln; dann trennen sie sich von einander, bleiben aber in der gemeinsamen, sich nun abhebenden, sich kugelig rundenden Haut eingeschlossen; nach Auflösung der Mutterzellhaut wird so die neue bewegliche Familie frei (*VII b, VIII, IX, X*); diese wächst nun im Laufe des Tages heran und bildet dann Nachts acht neue bewegliche Familien. —

Die Conjugaten[1]), eine an Gattungen und Arten reiche Gruppe, sind dadurch ausgezeichnet, dass neben der blossen Vermehrung der Zellen durch Zweitheilung auch eine Fortpflanzung durch Zygosporen stattfindet; Schwärmsporen werden nicht gebildet. Bei der einen Abtheilung, welche die Mesocarpeen und die Zygnemeen umfasst, bleiben die Zellen vereinigt und bilden lange unverzweigte Fäden, deren Zellen cylindrisch geformt sind und nur gelegentlich da, wo sie einen festen Körper berühren, seitliche wurzelartige Auszweigungen als Haftorgane erzeugen. Bei den Desmidieen bestehen die ausgewachsenen Zellen meist aus zwei symmetrischen, oft durch eine Einschnürung getrennten Hälften; die Theilung findet in dieser Einschnürung oder überhaupt symmetrisch statt, worauf jede Hälfte sich zu einer vollen Zelle ergänzt. Die äusseren Umrisse dieser Zellen sind sehr mannichfaltig; da ihre Theilungen immer parallel derselben Ebene erfolgen, wie bei den vorigen, so bilden sie, wenn die Zellen an einander haften, fadenförmige Reihen; häufig aber zerfallen sie und leben einzeln. Gerade die Vergleichung der einzelligen Desmidieen mit den fadenförmig angeordneten und den Zygnemeen zeigt deutlich, dass es ein Moment von untergeordneter Wichtigkeit ist, ob Zellen einzeln oder verbunden leben, sobald sie unter einander gleichartig sind. Jede einzelne Zelle von Spirogyra stellt ebensogut ein Individuum dar, wie eine isolirte Zelle von Closterium u. s. w.

Die Zellen der Conjugaten sind durch die mannichfaltige Configuration und schöne Gliederung ihres Chlorophyllkörpers ausgezeichnet, er tritt in wandständigen Bändern (Spirogyra), axilen Platten (Mesocarpus), paarigen strahligen Körpern (Zygnema), oder sternförmig angeordneten Platten (Closterium) u. s. w. auf. — Die Zygosporen sind immer Dauerzellen, die erst nach langer Ruhe, selbst erst im nächsten Jahre keimen. — Die Bildung der Zygosporen erfolgt bei den Zygnemeen unter starker Contraction des Protoplasmakörpers in der bei Fig. 6 im § 3 angegebenen Weise, wenn auch mit manchen Modificationen bei den verschiedenen Gattungen; bei den Mesocarpeen vereinigen sich die Copulationsausstülpungen der Fadenzellen ähnlich wie dort, aber die Zygospore wird dadurch gebildet, dass die im Copulationscanal angehäufte Inhaltsmasse nach beiden Seiten hin durch Theilungswände von den Mutterzellen sich abgrenzt, das so individualisirte Mittelstück des Copulationsapparates ist die Zygospore. Bei den Desmidieen wird die Zygospore ähnlich wie bei den Zygnemeen erzeugt, sie entwickelt entweder eine Keimzelle oder zwei bis vier, deren jede in zwei gleiche, theilungsfähige Tochterzellen zerfällt.

Die Gattung Spirogyra (als Beispiel für die Zygnemeen) ist bereits in § 3 des ersten Buches mehrfach erwähnt und abgebildet worden; die hier beigefügte Fig. 147 wird hinreichen, mit Fig. 5, Fig. 6, Fig. 15 zusammen eine Vorstellung von dem Entwickelungsgange der Pflanzen zu geben.

Unter den Desmidieen wähle ich als näher zu betrachtendes Beispiel Cosmarium Botrytis (nach de Bary l. c.). Die Zellen leben vereinzelt und sind durch eine tiefe Einschnürung symmetrisch halbirt (Fig. 148 *X*), dabei senkrecht auf die Einschnürungsebene zusammengedrückt (*I, α*); in jeder Zellhäfte sind zwei Amylonkörner und acht Chlorophyllplatten vorhanden, welche bogig und paarweise convergirend von zwei Vereinigungsstellen

1) A. De Bary, Untersuchungen über die Familie der Conjugaten. Leipzig 1858.

aus nach der Wand verlaufen. — Die Vermehrung der Zellen durch Theilung wird dadurch eingeleitet, dass die engste Stelle der Einschnürung sich etwas verlängert, wobei die äussere dickere Hautschicht durch einen Kreisriss sich öffnet; dadurch erscheinen die beiden Hälften der Zelle auseinandergerückt, durch einen kurzen Canal verbunden, dessen Haut eine Fortsetzung der Innenhautschicht der Zellhälften ist; bald erscheint in dem Verbindungsstück

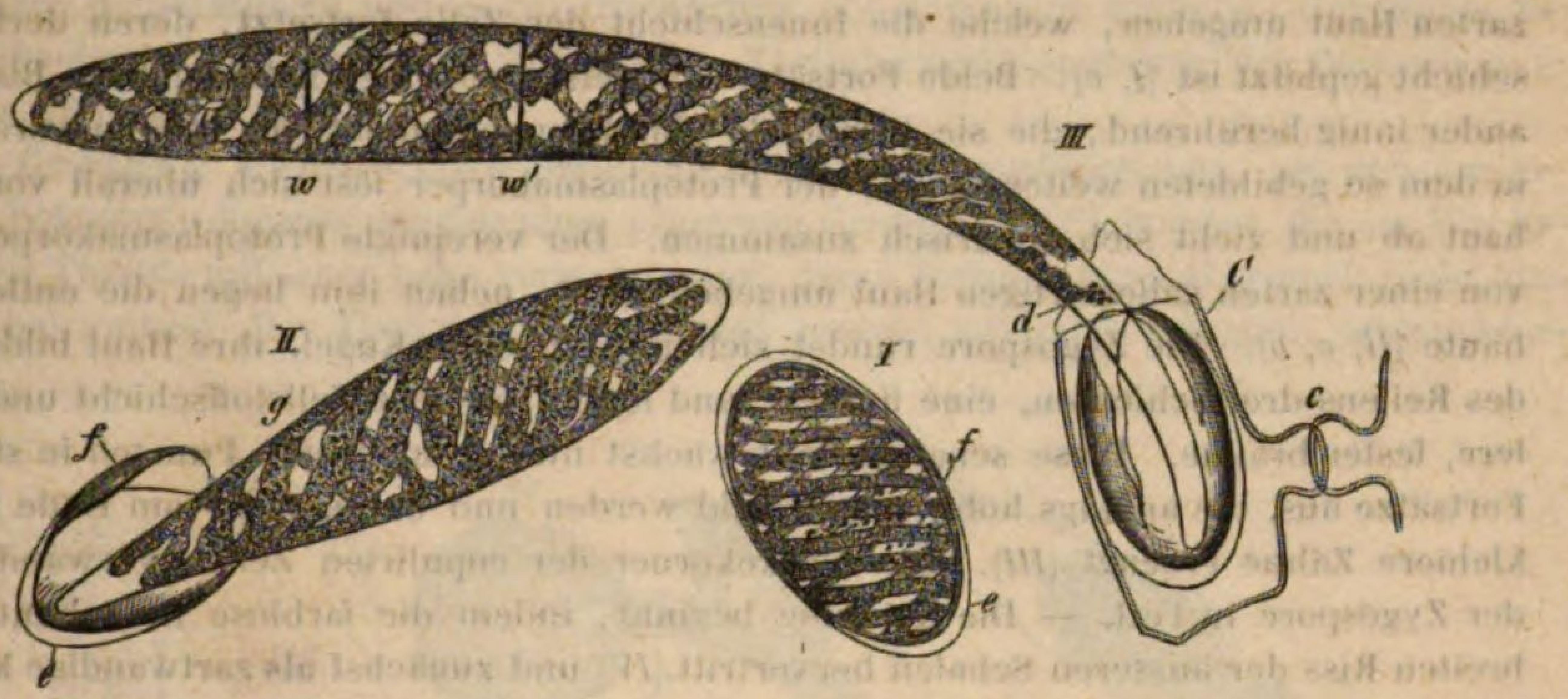


Fig. 147. Keimung von Spirogyra jugalis (nach Pringsheim in Flora 1852 Nr. 30); *I* ruhende Zygospore, *II* beginnende Keimung derselben, *III* weiter entwickelte Keimpflanze aus einer Zygospore, die in der Fadenzelle *C* eingeschlossen war, an welcher noch der Copulationsapparat zu sehen ist. — *e* äussere Zellstoffhaut der Spore, *f* gelblichbraune Hautschicht, *g* die dritte innerste Hautschicht der Spore, welche den Keimschlauch bildet. — *w w'* die ersten Querwände des Keimschlauchs, dessen hinteres Ende (*d*) in einen schmalen Fortsatz auswächst.

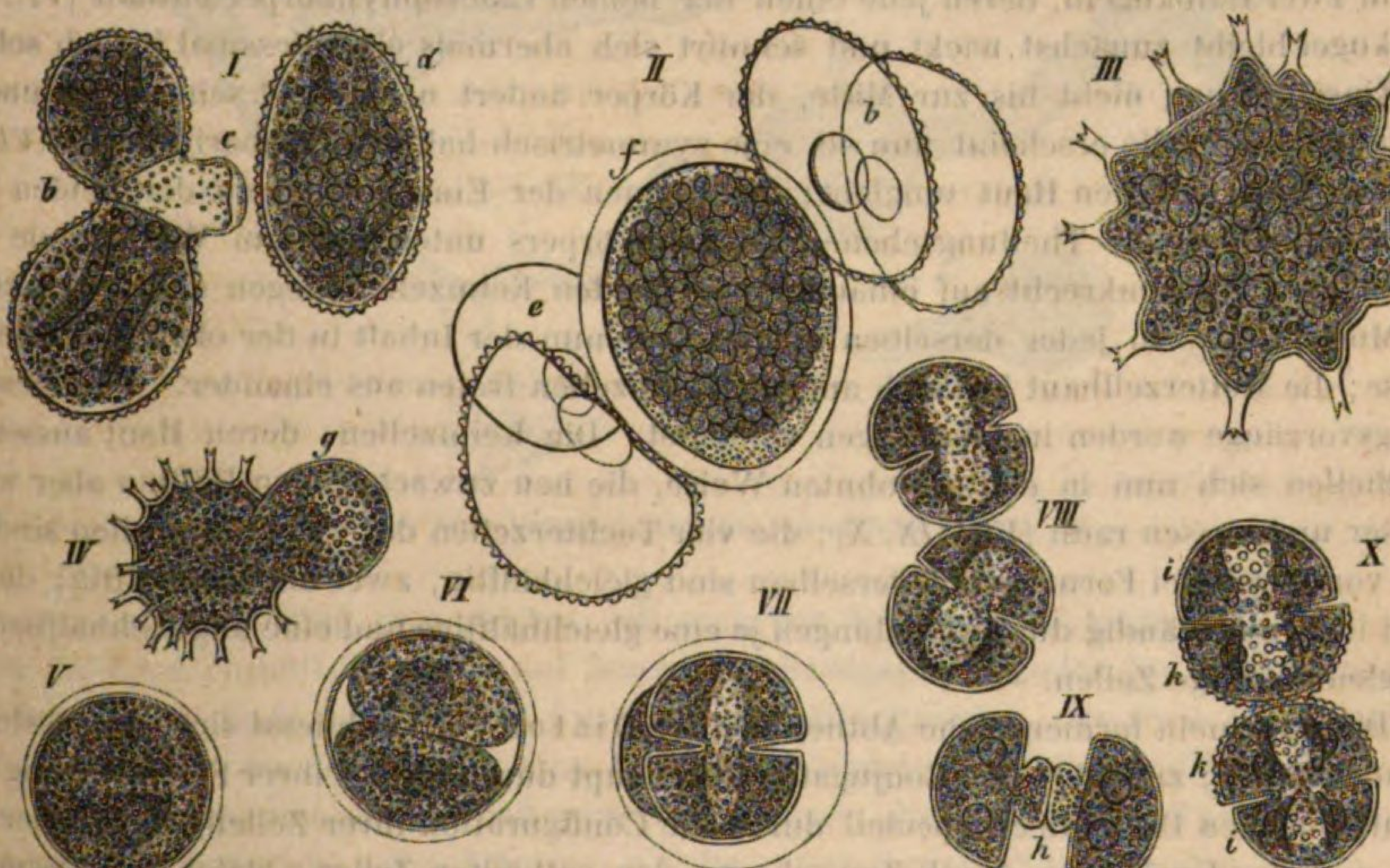


Fig. 148. Cosmarium Botrytis (nach De Bary l. c.); *I*—*III* 390mal, *IV*—*X* 190mal vergrössert.

eine Querwand, wodurch die Zelle in zwei Tochterzellen getheilt wird, deren jede eine Hälfte der Mutterzelle ist. Die Querwand, anfangs einfach, spaltet sich in zwei Lamellen, welche sich sofort gegen einander vorwölben (*IX, h*), jede Tochterzelle besitzt nun einen kleinen, gewölbten Auswuchs, der allmählich hervorwächst und die Form einer Zellhälfte annimmt, so dass nun jede Tochterzelle wieder aus zwei symmetrischen Stücken besteht (*X*); während die Wandung dieses Wachsthum erfährt, wächst auch der Chlorophyllkörper der alten Hälfte in die neu sich bildende Hälfte der Zelle hinein. Die beiden Amylonkörper

der alten Zellhälfte verlängern sich, schnüren sich ein, theilen sich je in zwei Körner, von den vier Körnern treten zwei in die zuwachsende Hälfte hinüber und alle vier ordnen sich dann wieder in der früheren symmetrischen Weise an. — Die Copulation findet zwischen paarweise, in gekreuzter Stellung (in weicher Gallerte eingeschlossen) liegenden Zellen statt (*I*). Jede der beiden Zellen treibt gegen die andere aus ihrer Mitte einen Copulationsfortsatz (*I*, *c*), der sich mit dem anderen berührt; die Copulationsfortsätze sind von einer zarten Haut umgeben, welche die Innenschicht der Zelle fortsetzt, deren derbe Aussenschicht geplatzt ist (*I*, *c*). Beide Fortsätze schwellen zu einer halbkugeligen Blase an, einander innig berührend; die sie trennende Wand verschwindet, die Inhalte vereinigen sich in dem so gebildeten weiten Canal; der Protoplasmakörper löst sich überall von der Zellhaut ab und zieht sich sphärisch zusammen. Der vereinigte Protoplasmakörper erscheint von einer zarten gallertartigen Haut umgeben (*II*, *f*), neben ihm liegen die entleerten Zellhäute (*II*, *e*, *b*). Die Zygospore rundet sich nun zu einer Kugel, ihre Haut bildet während des Reifens drei Schichten, eine äussere und innere farblose Zellstoffschicht und eine mittlere, fester braune. Diese schalige Haut wächst nun an mehreren Puncten in stachelartige Fortsätze aus, die anfangs hohl, später solid werden und deren jeder am Ende noch einige kleinere Zähne erzeugt (*III*). Die Stärkekörner der copulirten Zellen verwandeln sich in der Zygospore in Fett. — Die Keimung beginnt, indem die farblose Innenhaut aus einem breiten Riss der äusseren Schalen hervortritt (*IV*) und zunächst als zartwandige Kugel liegen bleibt, die an Grösse die Zygospore selbst bedeutend übertrifft. Im Inhalt dieser Kugel (*V*) erkennt man zwei Chlorophyllmassen umgeben von fetthaltigem Protoplasma, sie waren schon vor ihrem Austritt aus der Sporenhaut erkennbar. Der sich contrahirende Inhalt umgiebt sich nun mit einer neuen Haut (*V*), von welcher sich die ältere als zarte Blase abhebt. Nach einiger Zeit schnürt sich der Protoplasmakörper durch eine Ringfurche ein und zerfällt in zwei Halbkugeln, deren jede einen der beiden Chlorophyllkörper enthält (*VI*). Jede Halbkugel bleibt zunächst nackt und schnürt sich abermals ein, diessmal jedoch schreitet die Einschnürung nicht bis zur Mitte, der Körper ändert noch sonst seine Form und jede Hälfte der Keimzelle erscheint nun als eine symmetrisch halbirte Cosmariumzelle (*VII*), die sich mit einer eigenen Haut umgiebt; die Ebenen der Einschnürungen der beiden Keimzellen schneiden die Theilungsebene des Keimkörpers unter rechtem Winkel, sie selbst stehen ebenfalls senkrecht auf einander; die beiden Keimzellen liegen daher gekreuzt in der Mutterzelle. In jeder derselben ordnet sich nun der Inhalt in der oben beschriebenen Weise; die Mutterzellhaut löst sich auf, die Keimzellen treten aus einander. Alle diese Keimungsvorgänge werden in 1—2 Tagen vollendet. Die Keimzellen, deren Haut aussen glatt ist, theilen sich nun in der gewohnten Weise, die neu zuwachsenden Hälften aber werden grösser und aussen rauh (*VIII*, *IX*, *X*); die vier Tochterzellen der zwei Keimzellen sind dann also von zweierlei Form: zwei derselben sind gleichhälftig, zwei ungleichhälftig; die letzteren liefern beständig durch Theilungen je eine gleichhälftige und eine ungleichhälftige, jene nur gleichhälftige Zellen. —

Die ungemein formenreiche Abtheilung der Diatomeen schliesst sich am engsten den Desmidieen an; zunächst den Conjugaten überhaupt durch die Art ihrer Fortpflanzung durch Copulation, den Desmidieen speciell durch die Configuration ihrer Zellen, die Art der Theilung und der Ergänzung durch Zuwachs an den getheilten Zellen; gleich den Desmidieen können die unter sich gleichwerthigen Zellen der Diatomeen fadenförmig vereinigt bleiben oder sich isoliren; die Neigung der Diatomeen, eine weiche Gallert auszuscheiden, in welcher sie gesellig leben, findet sich schon bei den Desmidieen in ähnlicher Weise, wenn auch schwächer ausgesprochen; ebenso sind die Bewegungen der Diatomeen den Desmidieen nicht fremd. Der Umstand, dass die ersteren kein reines Chlorophyll enthalten, ist ein Moment von untergeordnetem Gewicht, welches noch dadurch vermindert wird, dass die mit Diatomin verunreinigten Chlorophyllkörper denen der Conjugaten im Allgemeinen ähnlich gestaltet sind; sie bilden nicht Körner, sondern mannigfach geformte Massen, z. B. gewundene Bänder bei Pleurosigma angulatum (nach Max Schultze). Die Verkieselung der Zellhaut der

Diatomeen findet sich schon bei Closterium und anderen Desmidieen angedeutet (De Bary), ebenso ist die feine Sculptur der Kieselschale in gröberen Formen schon an der Zellhaut mancher Desmidieen angedeutet. Will man daher die Diatomeen nicht unmittelbar zu den Conjugaten rechnen, so ist es doch natürlich, sie als eine aus den Desmidieen sich abzweigende Formenreihe zu betrachten, deren Glieder nach und nach den typischen Desmidieen immer unähnlicher werden, ohne indessen ihre Verwandtschaft je ganz zu verleugnen. — Diese kurzen Bemerkungen mögen zur Orientirung des Anfängers genügen; Genaueres bei Lüders: »Beobachtungen über die Organisation, Theilung und Copulation der Diatomeen« in Bot. Zeitg. 1862 Nr. 7 ff.

Die Gattung Vaucheria[1]) betrachten wir etwas ausführlicher, als den am genauesten bekannten Repräsentanten einer grösseren Gruppe, der Siphoneen, die im Wachsthum ihres Thallus mit jener nahe verwandt sind, deren Fortpflanzung aber noch nicht hinreichend bekannt ist. Der Thallus der Vaucherien besteht aus einer einzigen, schlauchför-

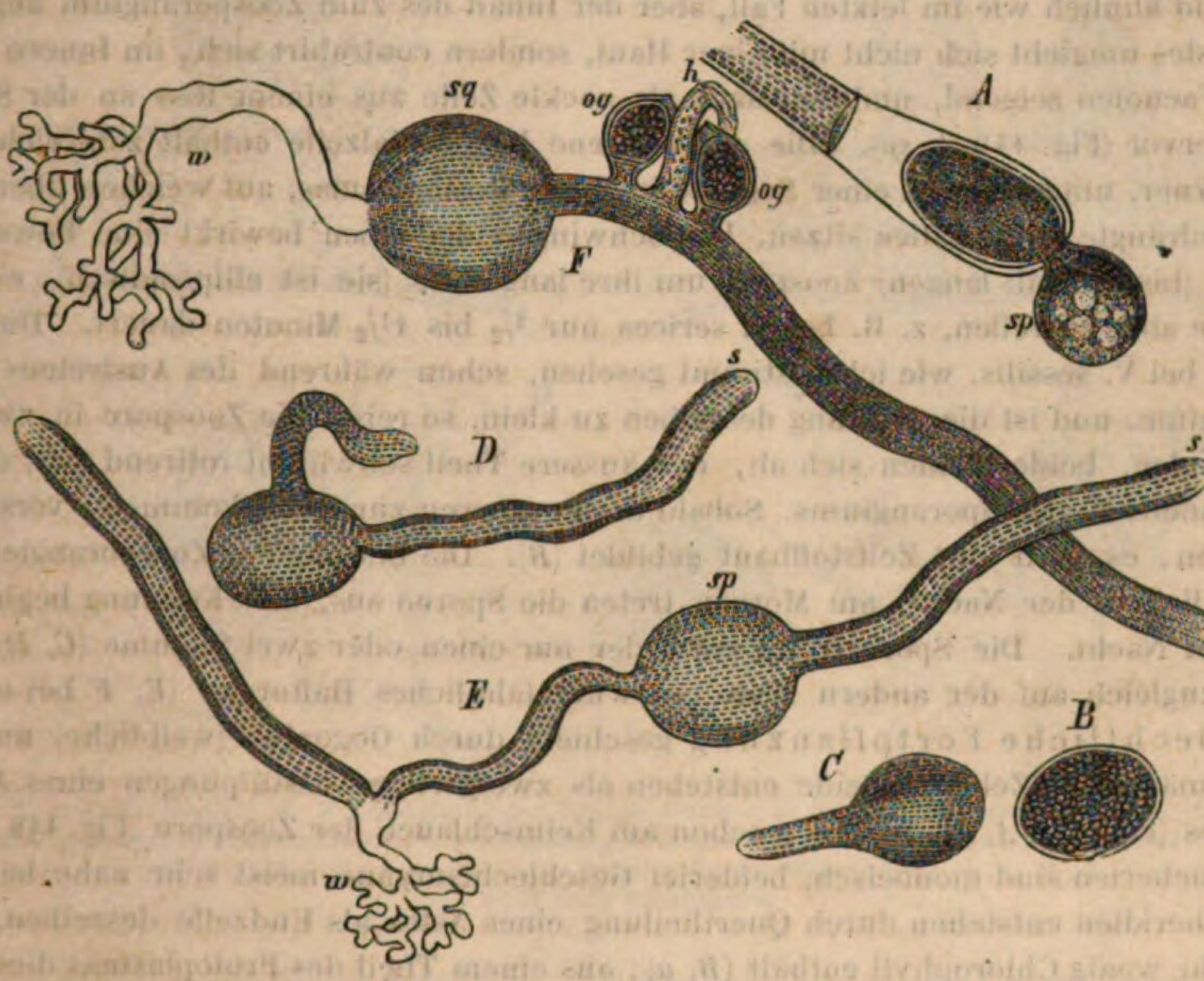


Fig. 149. Vaucheria sessilis (etwa 30mal vergr.).

migen, verschiedenartig verzweigten, oft mehrere Zoll bis Fuss langen Zelle, die niemals einen Zellkern enthält und sich auf feuchter schattiger Erde oder im Wasser entwickelt. Das festsitzende Ende derselben ist hyalin und kraus verzweigt, der freie Theil enthält innerhalb der dünnen Zellhaut eine an Chlorophyllkörnern und Oeltröpfchen reiche Protoplasmaschicht, die den grossen Saftraum umschliesst; dieser Theil des Thallus bildet einen oder mehrere Hauptäste, oder Stämme, welche unter ihrer fortwachsenden Spitze (*s*) sich verzweigen, nur bei V. tuberosa ist die Verzweigung auch dichotomisch; bei monopodialer Anlage bilden sich die Seitenzweige oft sympodial aus. — Abgesehen von der zufälligen Vermehrung durch Abschnürung von Aesten oder Regeneration abgetrennter Thallusstücke, geschieht die Fortpflanzung durch ungeschlechtliche Sporen und durch geschlechtlich erzeugte Oosporen, und zwar so, dass aus den Letzteren gewöhnlich eine lange Reihe von ungeschlechtlichen Generationen hervorgeht, bis endlich geschlechtliche Pflanzen (aus

1) Pringsheim in Jahrbücher f. wiss. Bot. Bd. II. p. 470 ff. Jacob Walz »Beitrag zur Morphologie und Systematik der Gattung Vaucheria« in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. V, p. 127.

ungeschlechtlichen Sporen) entstehen; letztere können aber neben Oosporen auch Sporen bilden. — Die Sporen können in sehr verschiedenen Formen, zwischen blosser Abschnürung eines Astes bis zur Zoosporenbildung, auftreten. Bei V. tuberosa schwellen seitliche (zuweilen auch Gabel-) Aeste, unter Anfüllung mit Inhaltsmassen, bedeutend an, schnüren sich an der Basis ab und treiben einen oder mehr Keimschläuche; bei V. geminata schwillt das Ende eines Astes oval an, der angehäufte Inhalt desselben wird durch eine Querwand abgegrenzt, er zieht sich zusammen und bildet eine eigene Haut; diese Sporen fallen nicht aus, sie werden entweder frei durch Zersetzung der Sporangiumhaut, oder fallen sammt dem Sporangium ab; einige Tage nach ihrer Bildung treiben sie einen bis zwei Keimschläuche; die Sporen von V. hamata bilden sich auf gleiche Art, aber nach ihrer Ausbildung reisst das Sporangium an seiner Spitze, die Spore schlüpft mit einem Ruck heraus und bleibt dann ruhig liegen, um in der nächsten Nacht zu keimen. Bei mehreren anderen Arten (V. sessilis, sericea, piloboloides) werden echte Zoosporen gebildet. Die Vorbereitungen dazu sind ähnlich wie im letzten Fall, aber der Inhalt des zum Zoosporangium angeschwollenen Astes umgiebt sich nicht mit einer Haut, sondern contrahirt sich, im Innern eine oder einige Vacuolen zeigend, und tritt dann als nackte Zelle aus einem Riss an der Spitze des Astes hervor (Fig. 149 *A, sp*). Die ausgetretene Primordialzelle enthält zahlreiche Chlorophyllkörner, umgeben von einer Schicht farblosen Protoplasmas, auf welchen überall zarte, dicht gedrängte kurze Cilien sitzen. Das Schwingen derselben bewirkt eine Bewegung der grossen (bis $^1/_2$ Mill. langen) Zoospore um ihre lange Axe (sie ist ellipsoidisch), eine Bewegung die aber zuweilen, z. B. bei V. sericea nur $^1/_2$ bis $1^1/_2$ Minuten dauert. Die Rotation beginnt bei V. sessilis, wie ich bestimmt gesehen, schon während des Austretens aus dem Sporangium, und ist die Oeffnung desselben zu klein, so reisst die Zoospore in zwei Theile auseinander, beide runden sich ab, der äussere Theil schwimmt rotirend fort, der innere rotirt innerhalb des Sporangiums. Sobald die Zoosporen zur Ruhe kommen, verschwinden die Cilien, es wird eine Zellstoffhaut gebildet (*B*). Die Bildung der Zoosporangien beginnt gewöhnlich in der Nacht, am Morgen treten die Sporen aus, ihre Keimung beginnt in der nächsten Nacht. Die Spore treibt entweder nur einen oder zwei Stämme (*C, D*), oder sie bildet zugleich auf der andern Seite ein wurzelähnliches Haftorgan (*E, F* bei *w*). — Die geschlechtliche Fortpflanzung geschieht durch Oogonien (weibliche) und Antheridien (männliche Zellen). Beide entstehen als zweigartige Ausstülpungen eines Astes oder Stammes (Fig. 150 *A, B*), zuweilen schon am Keimschlauch der Zoospore (Fig. 149 *F, og, h*). Alle Vaucherien sind monöcisch, beiderlei Geschlechtsorgane meist sehr nahe beisammen. Die Antheridien entstehen durch Quertheilung eines Astes als Endzelle desselben, die kein oder sehr wenig Chlorophyll enthält (*B, a*); aus einem Theil des Protoplasmas dieser Antheridiumzelle entstehen die zahlreichen Spermatozoiden, sehr kleine, längliche Körperchen mit zwei Cilien (*D*). Bei mehreren Arten sind die Antheridien hornartig gekrümmt (V. sessilis, geminata, terrestris), bei anderen sind es gerade (V. sericea) oder krumme Beutel (V. pachyderma). — Die Oogonien entstehen als dickere, mit Oel und Chlorophyll sich füllende Ausstülpungen (*og* in *A* und *B*) neben den Antheridien; sie schwellen (meist schief) eiförmig an, endlich wird der dichte Inhalt durch eine Querwand von der Basis des Astes abgegrenzt (*F* unter *osp*). Die grüne und körnige Masse sammelt sich im Centrum des Oogoniums, am Schnabel desselben häuft sich farbloses Protoplasma an, zieht sich von der Haut zurück; diese öffnet sich hier plötzlich, indem die Haut gallertartig aufquillt; in diesem Augenblicke bildet sich der Inhalt zur Befruchtungskugel, indem er sich zusammenzieht; bei manchen Arten, z. B. V. sessilis, wird dabei ein farbloser Protoplasma- (Schleim?) Tropfen aus der Schnabelöffnung hervorgestossen (*C, sl*). Zur selben Zeit, wo das Oogonium sich öffnet, platzt auch das Antheridium und entlässt die Spermatozoiden; diese dringen durch die erweichte Gallert, an welcher sie sich ansammeln (*E*) ein und erreichen die Befruchtungskugel, mit der sie sich vermischen und verschwinden. Hiernach erscheint diese sofort scharf contourirt, bald erkennt man auch eine doppelt contourirte Haut; die Befruchtungskugel hat sich zur Oospore umgebildet; das Chlorophyll derselben färbt sich roth oder braunroth, die

Haut verdickt sich und lässt gewöhnlich drei Schichten erkennen (Fig. 150 *F*, *osp* die Oospore im Oogonium). — Die Bildung der Oogonien und Antheridien beginnt Abends und wird am nächsten Vormittag vollendet, zwischen 10—1 Uhr am Tage erfolgt die Befruchtung.

In ihrem vegetativen Verhalten schliessen sich an die Vaucherien mehrere andere Gattungen an; zunächst Botrydium: die junge Pflanze ist (nach A. Braun, Verjüngung, p. 136) eine kugelige, protococcusartige Zelle, später tritt nach unten eine hyaline Verlängerung hervor, die wurzelartig verzweigt, in die Erde eindringt, während der obere Theil

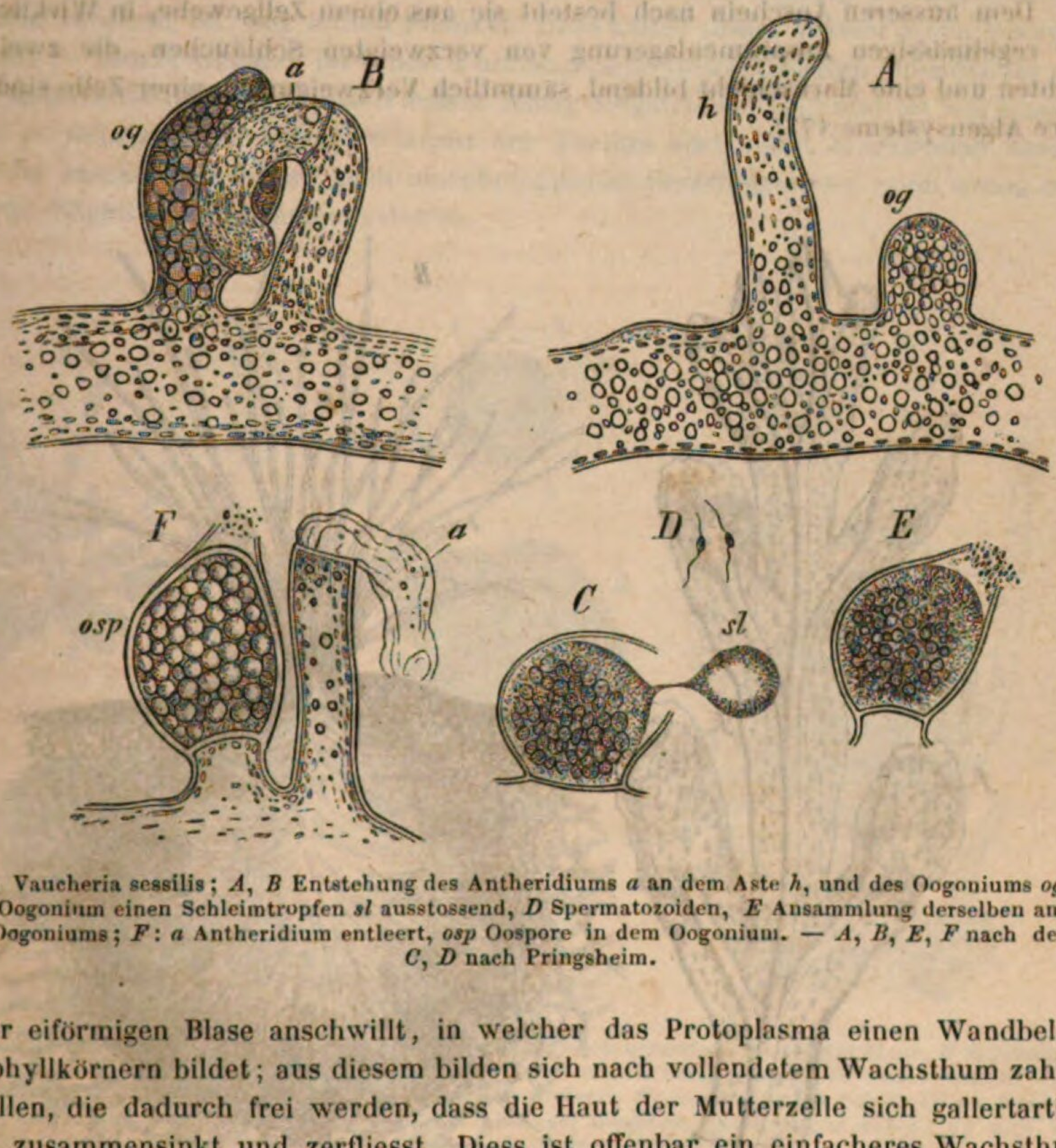


Fig. 150. Vaucheria sessilis; *A*, *B* Entstehung des Antheridiums *a* an dem Aste *h*, und des Oogoniums *og*; *C* geöffnetes Oogonium einen Schleimtropfen *sl* ausstossend, *D* Spermatozoiden, *E* Ansammlung derselben am Schnabel des Oogoniums; *F*: *a* Antheridium entleert, *osp* Oospore in dem Oogonium. — *A*, *B*, *E*, *F* nach der Natur, *C*, *D* nach Pringsheim.

zu einer eiförmigen Blase anschwillt, in welcher das Protoplasma einen Wandbeleg mit Chlorophyllkörnern bildet; aus diesem bilden sich nach vollendetem Wachsthum zahlreiche Keimzellen, die dadurch frei werden, dass die Haut der Mutterzelle sich gallertartig auflockert, zusammensinkt und zerfliesst. Diess ist offenbar ein einfacheres Wachsthum als bei Vaucheria; eine höhere Stufe der Verzweigung als bei dieser findet sich bei der ebenfalls einzelligen Bryopsis; auch sie bildet nach einer Seite hin wurzelartige Haftorgane, nach der anderen vielfach verzweigte aufrechte Stämme (von mehreren Zoll Höhe) mit unbegrenztem Spitzenwachsthum; an ihnen bilden sich in zweizeiliger oder schraubiger Ordnung kleine Zweige mit begrenztem Spitzenwachsthum; welche den Stamm wie Blätter bekleiden, und nachdem sie sich von diesem abgeschlossen haben, abfallen; in ihnen bilden sich die zahlreichen beweglichen Keimzellen (A. Braun l. c.).[1]) Noch weiter geht die Gliederung einer einzigen grossen Zelle bei der Gattung Caulerpa; sie bildet kriechende, an der Spitze fortwachsende Stämme mit abwärts gehenden verzweigten Rhizoiden und aufgerichteten, laubblattähnlichen Zweigen[2]). — In wieder anderer Weise geschieht diess Wachs-

1) Nägeli, Die neueren Algensysteme. Neuenburg 1847.
2) Zeitschrift für wiss. Bot. von Nägeli und Schleiden 1844. I. 134 ff.

thum eines einzelligen Thallus bei Acetabularia; hier hat die ein bis zwei Zoll hohe Pflanze die Form eines schlanken Hutpilzes, dessen Stiel unten ein Rhizoid bildet, oben einen Schirm trägt, der aus einer Scheibe dicht gedrängter Strahlen besteht, die ihrerseits radiale Aeste des Stieles sind; dieser schliesst oben nabelartig ab; auf der Basis der radialen Zweige, den Nabel umgebend, steht ein Kranz doldenförmig verzweigter, gegliederter Haare. In den Strahlen des Schirms entstehen die ungeschlechtlichen Sporen (der Zellsaft enthält Inulin). — Endlich soll hier noch die Udotea cyathiformis erwähnt werden; sie bildet eine gestielte, blattartige Frons, der Stiel $^1/_2$, die Frons $^1/_2$—2 Zoll lang und breit, Dicke $^4/_{100}$—$^5/_{100}$ Linien. Dem äusseren Anschein nach besteht sie aus einem Zellgewebe, in Wirklichkeit aus einer regelmässigen Zusammenlagerung von verzweigten Schläuchen, die zwei Rindenschichten und eine Markschicht bildend, sämmtlich Verzweigungen einer Zelle sind (Nägeli: neuere Algensysteme 177).

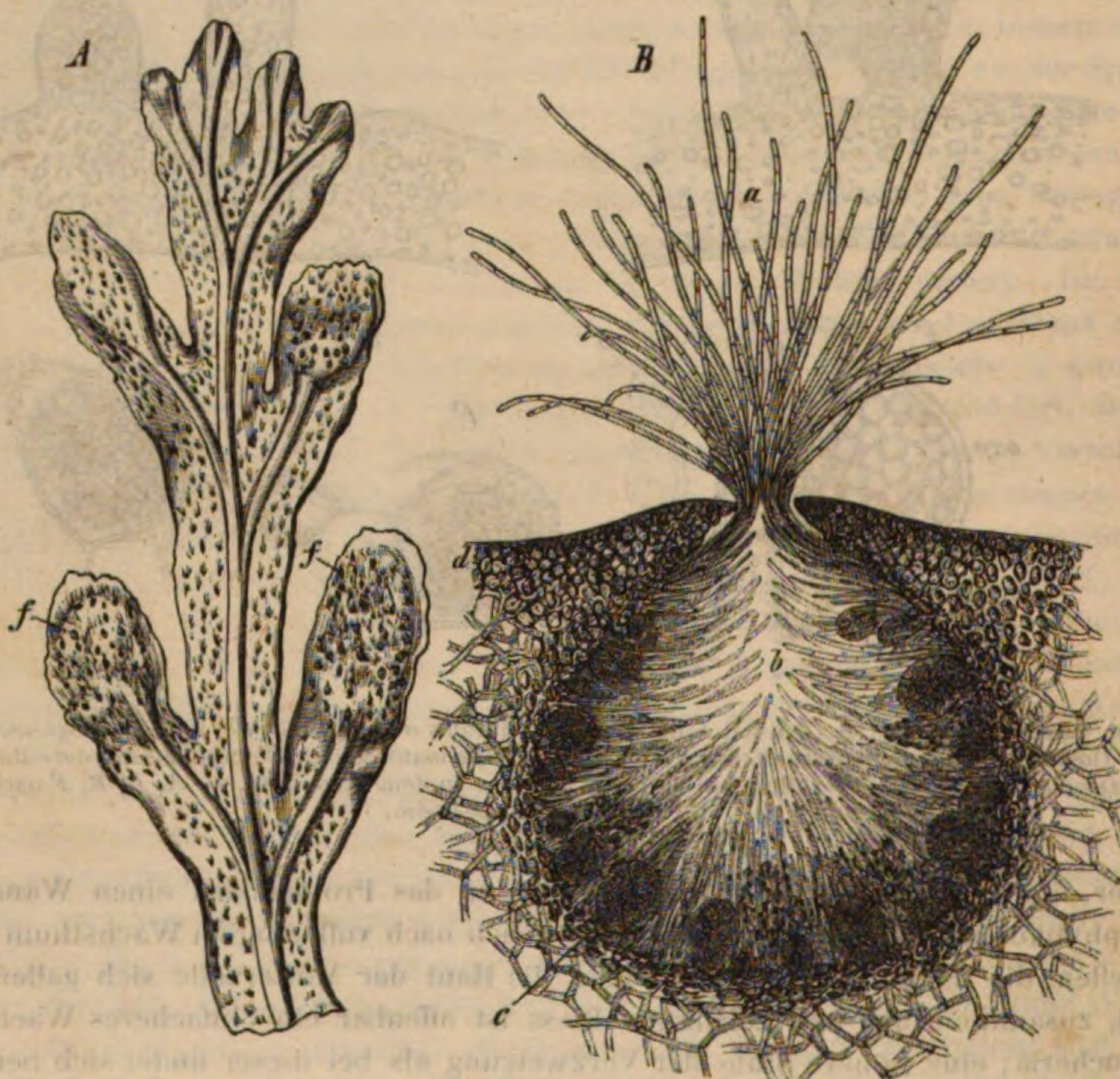


Fig. 151. Fucus platycarpus nach Thuret. *A* Ende eines grösseren Zweiges in natürl. Gr.; *ff* fertile Zweige; *B* Querschnitt eines Behälters; *d* umgebendes Hautgewebe; *a* die aus der Mündung hervorragenden Haare, *b* innere Haare, *c* Oogonien, *e* Antheridien.

Die Fucaceen umfassen in der engen von Thuret[1]) angenommenen Umgrenzung einige Gattungen grosser Meeresalgen, deren oft viele Fuss lange Thallome eine grünbraune Färbung und knorpelige Consistenz haben; sie sitzen mit einer verzweigten Haftscheibe an Steinen u. dgl. fest. Am eingesenkten Scheitel fortwachsend verzweigen sich die Thallome dichotomisch, nicht selten ist auch die weitere Ausbildung schön gabelig, in anderen Fällen wird sie sympodial wie in Fig. *A*. Die Verzweigungen liegen sämmtlich in einer Ebene, wenn man von späteren Verschiebungen absieht.

1) G. Thuret in Ann. d. sc. nat. 1854. II. p. 197.

Das Gewebe besteht an der Oberfläche aus dichtgedrängten kleinen Zellen, im Inneren ist es lockerer, die gestreckten Zellen oft reihenweise in gegliederte Fäden angeordnet. Die Zellhäute bestehen hier oft aus zwei deutlich verschiedenen Lagen, einer inneren, dünnen, festen, derben Schicht, und einer äusseren gallertartigen, sehr quellungsfähigen, welche die Zwischenräume der Zellen erfüllt und als mehr oder minder structurlose »Intercellularsubstanz« erscheint; sie ist offenbar die Ursache der schlüpfrigen Beschaffenheit, welche die Fucaceen bei längerem Liegen in süssem Wasser annehmen. Der körnige Zellinhalt ist noch wenig erforscht, er erscheint meist braun, enthält aber Chlorophyll, welches durch andere Farbstoffe verdeckt ist; aus todten Pflanzen zieht kaltes süsses Wasser einen lederbraunen Stoff aus. — Häufig weichen im Inneren umfangreiche Gewebemassen auseinander und bilden so lufterfüllte Höhlen, die nach aussen blasig aufgetrieben sind und als Schwimmblasen dienen. — Uebrigens ist meines Wissens der Thallus noch nicht hinreichend untersucht, zumal die äussere Gliederung nach morphologischen Gesichtspuncten noch wenig erforscht ist (vergl. Nägeli: Neuere Algensysteme).

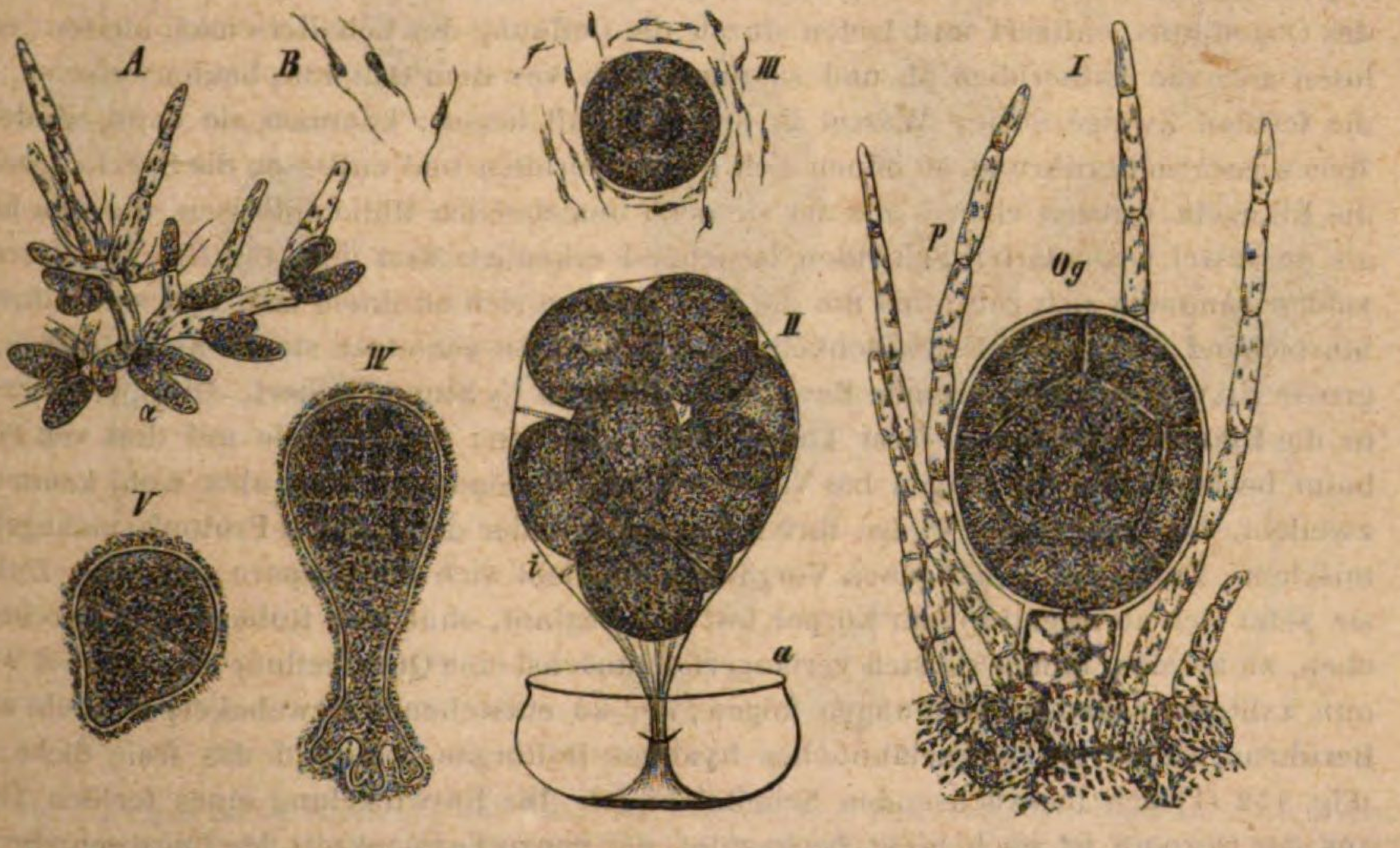


Fig. 152. Fucus vesiculosus nach Thuret. *A* ein mit Antheridien besetztes verzweigtes Haar, *B* Spermatozoiden; *I* ein Oogonium *og* nach der Theilung des Inhalts in acht Portionen (Eier), umgeben von einfachen Haaren *p*; *II* beginnende Entleerung der Eikugeln; die Haut *a* ist geplatzt, die innere *i* bereit sich zu öffnen (beide zusammen sind eine innere Schale der Oogonienhaut); *III* Eikugel umgeben von Spermatozoiden; *IV* u. *V* Keimung der Oospore (*B* 330, alle übrigen 160mal vergr).

Desto besser ist die geschlechtliche Fortpflanzung durch Thuret's und Pringsheim's Arbeiten bekannt. Die Antheridien und Oogonien entstehen in kugeligen Höhlungen (Conceptacula), die auf dem Ende längerer Gabeläste oder eigenthümlich gebildeter, seitlicher Sprosse dicht gedrängt und zahlreich erscheinen. Diese Behälter entstehen aber nicht im Inneren des Gewebes, sondern als Vertiefungen der Oberfläche, die von dem umliegenden Gewebe umwallt und so überwachsen werden, dass schliesslich nur eine enge nach aussen mündende Oeffnung übrig bleibt; die die Höhlung auskleidende Zellschicht ist also eine Fortsetzung der äusseren Hautschicht des Thallus, und da aus ihr die Zellfäden hervorsprossen, welche die Antheridien und Oogonien erzeugen, so sind diese ihrem morphologischen Verhalten nach Trichome. Manche Arten sind monöcisch, d. h. beiderlei Geschlechtsorgane entwickeln sich in demselben Behälter, wie bei Fucus platycarpus (Fig. 151), andere sind diöcisch, indem die Behälter der einen Pflanze nur Oogonien, die der anderen Antheridien ent-

halten (Fucus vesiculosus, serratus, nodosus, Himanthalia lorea). Zwischen den Geschlechtsorganen entstehen zahlreiche Haare in den Conceptakeln, sie sind nicht verzweigt, lang, dünn, gegliedert, und ragen bei F. platycarpus aus der Mündung des Behälters büschelförmig hervor. Die Antheridien entstehen an verzweigten Haaren als seitliche Auszweigungen derselben; ein Antheridium besteht aus einer dünnwandigen, ovalen Zelle, deren Protoplasma in zahlreiche, kleine Spermatozoiden zerfällt; diese sind an einem Ende zugespitzt, mit je zwei Cilien versehen und beweglich; im Inneren enthalten sie einen rothen Punct. — Die Entstehung des Oogoniums beginnt mit der papillösen Auswölbung einer Wandungszelle des Behälters; die Papille wird durch eine Querwand abgegrenzt und theilt sich, indem sie in die Länge fortwächst in zwei Zellen, eine untere, die Stielzelle, und eine obere, die das Oogonium darstellt, indem sie kugelig oder ellipsoidisch anschwillt und sich mit dunkelfarbigem Protoplasma erfüllt. Dieser Protoplasmakörper des Oogonium bleibt bei einigen Gattungen (Pycnophycus, Himanthalia, Cystoseira, Halidrys) ungetheilt, der ganze Inhalt des Oogonium bildet also eine Eikugel; bei anderen (Pelvetia) theilt es sich in zwei oder vier (Ozothallia vulgaris) oder acht (Fucus). — Die Befruchtung findet ausserhalb der Conceptakeln statt. Die Befruchtungskugeln (Eier) werden, umgeben von einer inneren Haut des Oogoniums, entleert und treten durch die Oeffnung des Behälters nach aussen; ebenso lösen sich die Antheridien ab und sammeln sich vor dem Ostiolum haufenweise an, wenn die fertilen Zweige ausser Wasser in feuchter Luft liegen; kommen sie dann wieder mit Meerwasser in Berührung, so öffnen sich die Antheridien und entlassen die Spermatozoiden; die Eikugeln werden ebenso aus der sie noch umgebenden Hülle entlassen, die sich hierbei als aus zwei gesonderten Schichten bestehend erkennen lässt (Fig. 152 *II*). Die Spermatozoiden sammeln sich zahlreich um die Eier, hängen sich an ihnen fest, und wenn ihre Zahl hinreichend gross, ihre Beweglichkeit energisch ist, so versetzen sie die an sich träge, sehr grosse Eikugel in eine rotirende Bewegung, die etwa $1/2$ Stunde dauert. Ob Spermatozoiden in die Eikugel eindringen, lässt Thuret unentschieden; die Analogie mit den von Pringsheim beobachteten Vorgängen bei Vaucheria und Oedogonium lässt aber wohl kaum daran zweifeln, dass eines oder einige ihre Substanz mit der der nackten Protoplasmakugel vermischen. Kurze Zeit nach jenen Vorgängen umgiebt sich die Oospore mit einer Zellhaut, sie setzt sich an irgend einem Körper fest und beginnt, ohne eine Ruheperiode durchzumachen, zu keimen, indem sie sich verlängernd zunächst eine Quertheilung erleidet, auf welche nun zahlreiche andere Theilungen folgen; der so entstehende Gewebekörper treibt an der Berührungsstelle ein wurzelähnliches hyalines Haftorgan, während das freie dicke Ende (Fig. 152 *IV*) den fortwachsenden Scheitel bildet. Die Entwickelung eines fertilen Thallus aus der Oospore ist noch nicht beobachtet, der ganze Formenkreis der Fucaceen also noch nicht sicher festgestellt.

Die Oedogonieen[1]) umfassen gegenwärtig nur die beiden Gattungen Oedogonium und Bulbochaete, deren nicht sehr zahlreiche Species in stagnirenden süssen Gewässern verbreitet, mit dem Haftorgan des unteren Endes festen Körpern, meist submersen Pflanzentheilen, angeheftet sind. Der Thallus besteht aus unverzweigten (Oedogonium) oder verzweigten Zellreihen (Bulbochaete), deren Glieder durch intercalares Wachsthum sich vermehren, während die Endzellen sich gern in hyaline Borsten verlängern. Das Längenwachsthum der cylindrischen Gliederzellen wird durch Bildung eines ringförmigen Zellstoffwulstes auf der Innenseite der Zelle, dicht unterhalb ihrer oberen Querwand, eingeleitet; die Haut reisst an dieser Stelle ringförmig quer ein, worauf der Zellstoffring sich ausdehnt und so der Zelle eine breite Querzone eingesetzt wird; der Vorgang wiederholt sich immer unmittelbar unterhalb des älteren, sehr kurzen oberen Zellstückes, so dass diese Stücke kleine Vorsprünge bildend, dem oberen Ende der betreffenden Zelle das Ansehen geben, als ob es aus übereinander gestülpten Kappen bestände, während das untere Ende der betreffenden Zellen

1) Pringsheim, Morphologie der Oedogonieen in Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. I.

in einer langen Scheide (dem unteren alten Zellhautstück) zu stecken scheint. Dieser untere Theil einer sich verlängernden Zelle wird jedesmal durch eine Querwand von dem oberen Kappen tragenden Stück abgegliedert (Fig. 17 in § 4). Bei Bulbochaete ist das Wachsthum

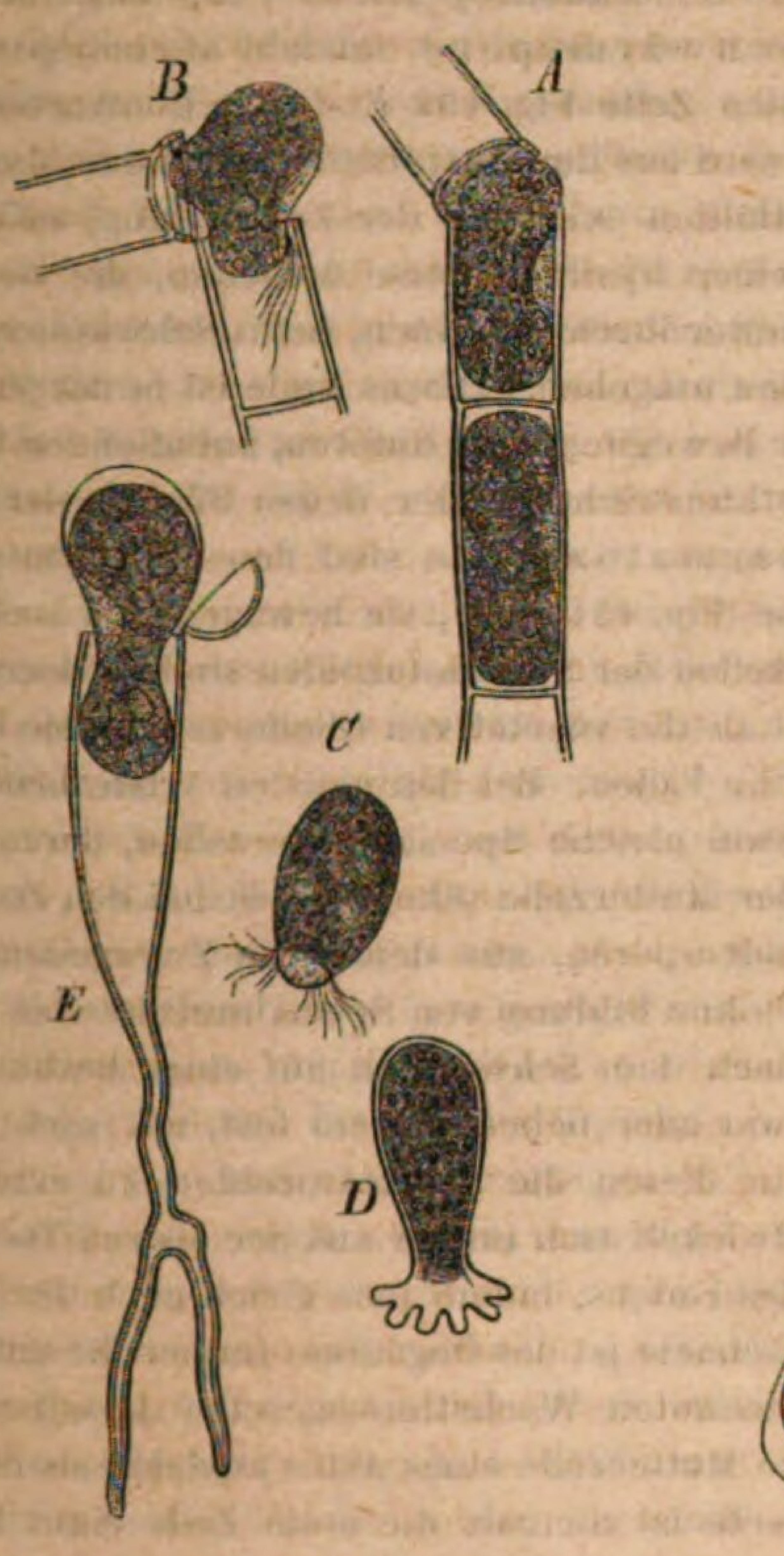


Fig. 153. Oedogonium. Entwickelung der Schwärmsporen (nach Pringsheim; 350mal vergr.), *A*, *B* aus einem älteren Faden entstehend, *C* freie Schwärmspore; Bewegung; *D* beginnende Keimung derselben; *E* eine Schwärmspore aus dem ganzen Inhalte eines Schwärmsporenkeimlings gebildet.

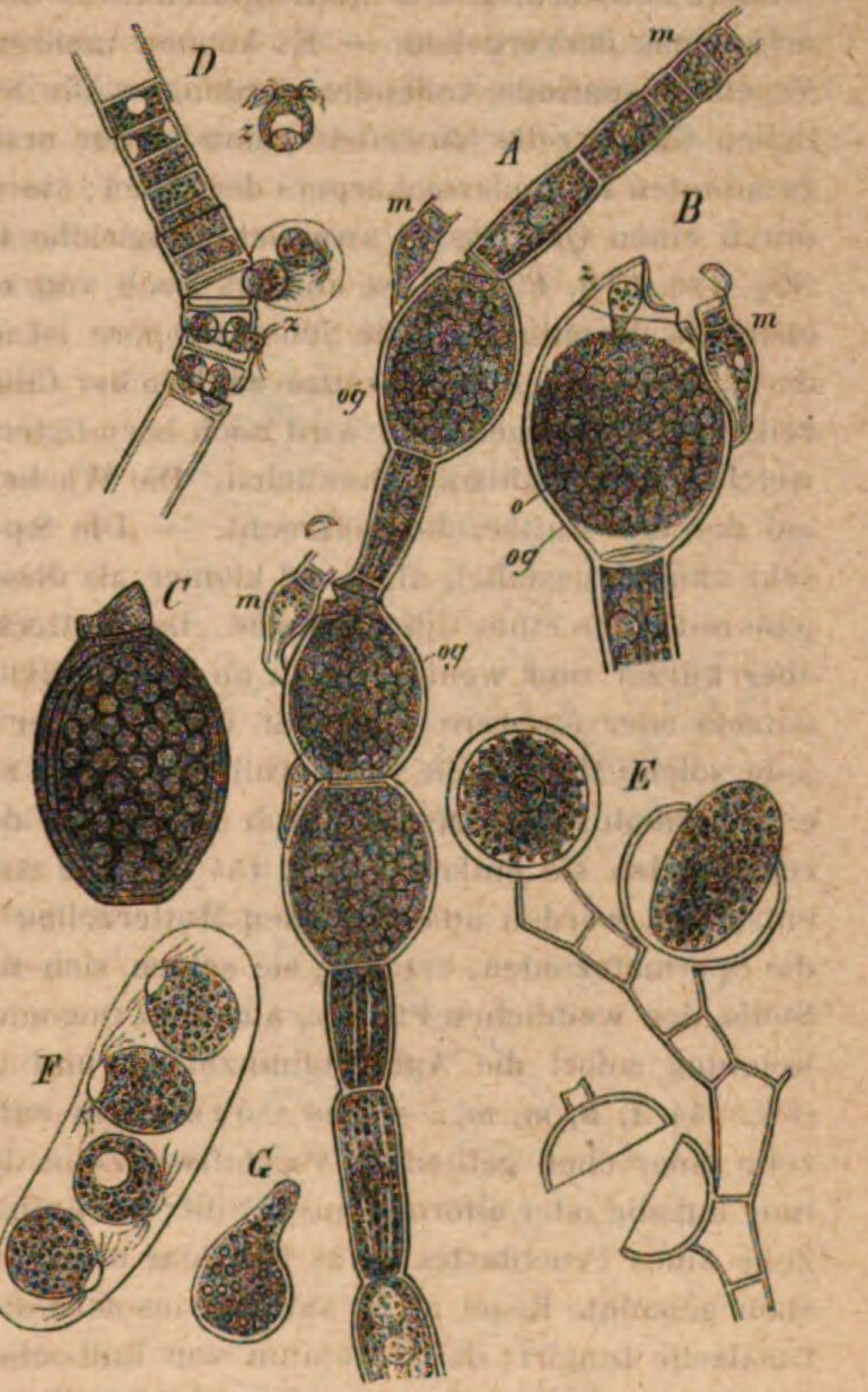


Fig. 154. ebenfalls nach Pringsheim. *A* Oedogonium ciliatum mittlerer Theil eines geschlechtlichen Fadens (250) mit Antheridium *m* am oberen Ende, zwei befruchtete Oogonien *og*, nebst den Zwergmännchen *m*; *B* Oogonium von Oed. ciliatum im Augenblick der Befruchtung, *o* die Befruchtungskugel, *z* das Spèrmatozoid im Begriff einzudringen, *m* Zwergmännchen; *C* reife Oospore derselben Pflanze. — *D* Stück des männlichen Fadens von Oed. gemelliparum, *z* Spermatozoiden. — *E* Ast eines überwinterten Pflänzchens von Bulbochaete intermedia, oben mit einem die Spore noch enthaltenden und einem sie eben entlassenden Oogonium, unten entleertes Oogonium; *F* die vier Schwärmsporen aus einer Oospore entstanden; *G* zur Ruhe gekommene Schwärmsporen aus einer Oospore.

sämmtlicher Sprosse, auch der ersten aus der Spore hervorgehenden, soweit es mit Zellvermehrung verbunden ist, auf die Theilung ihrer Basalzelle beschränkt, wobei die Zellen eines jeden Sprosses zugleich als Basalzellen des auf ihnen stehenden Seitensprosses zu betrachten sind. Die Zellen enthalten Chlorophyllkörner und Zellkerne in einem protoplasmatischen Wandbeleg. — Die Fortpflanzung der Oedogonieen geschieht durch ungeschlechtliche Schwärmsporen und durch geschlechtlich erzeugte Oosporen. Beide entstehen, gleich den befruchtenden Spermatozoiden, in den Gliederzellen der Fäden. Dabei findet ein Generationswechsel derart statt, dass aus den längere Zeit ruhenden Oosporen sofort mehrere Schwärmsporen (meist vier) gebildet werden, welche ungeschlechtliche, d. h. schwärm-

sporenbildende Pflanzen erzeugen, aus denen abermals solche hervorgehen, bis die Reihe derselben durch eine Geschlechtsgeneration (mit Oosporenbildung) geschlossen wird; aber auch die Geschlechtspflanzen erzeugen nebenbei Schwärmsporen. Die Geschlechtspflanzen sind entweder monöcisch oder diöcisch; bei vielen Arten bildet die weibliche Pflanze besondere Schwärmsporen (Androsporen), aus denen sehr kleine männliche Pflanzen (Zwergmännchen) hervorgehen. — Es können mehrere Generationscyclen oder nur einer in einer Vegetationsperiode vollendet werden. — Die Schwärmspore entsteht in einer gewöhnlichen Gliederzelle (zuweilen schon in der ersten Zelle Fig. 153 *E*) durch Contraction des gesammten Protoplasmakörpers derselben; sie wird aus der Mutterzelle frei, indem die Haut durch einen Querriss in zwei sehr ungleiche Hälften (wie bei der Zelltheilung) aufklappt (Fig. 153 *A*, *B*, *E*). Sie ist anfangs noch von einer hyalinen Blase umgeben, die sie aber ebenfalls durchbricht. Die Schwärmspore ist unter ihrem hyalinen, beim Schwärmen vorderen Ende, von einem Kranze zahlreicher Cilien umgeben. Dieses Ende ist in der Mutterzelle seitlich gelegen, und wird nach beendigter Bewegung zum unteren, anhaftenden Ende, welches in ein Rhizoid auswächst. Die Wachsthumsrichtung der neuen Pflanze steht also auf der der Mutterzelle senkrecht. — Die Spermatozoiden sind den Schwärmsporen sehr ähnlich gestaltet, aber viel kleiner als diese (Fig. 154 *D*, *z*), sie bewegen sich auch wie jene mit Hülfe eines Cilienkranzes. Die Mutterzellen der Spermatozoiden sind Giederzellen, aber kürzer und weniger reich an Chlorophyll als die vegetativen Gliederzellen; sie liegen einzeln oder mehrere (bis zwölf) übereinander im Faden. Bei den meisten Arten theilt sich jede solche Mutterzelle (Antheridiumzelle) in zwei gleiche Specialmutterzellen, deren jede ein Spermatozoid erzeugt; durch Aufklappen der Mutterzelle (ähnlich wie bei den Zoosporen) werden sie entlassen (Fig. 154 *D*). Die Androsporen, aus denen die Zwergmännchen entstehen, werden aus ähnlichen Mutterzellen (ohne Bildung von Specialmutterzellen), wie die Spermatozoiden, erzeugt; sie setzen sich nach dem Schwärmen auf einer bestimmten Stelle der weiblichen Pflanze, auf dem Oogonium oder neben diesem fest, um nach ihrer Keimung sofort die Antheridiumzellen, und in diesen die Spermatozoiden zu erzeugen (Fig. 154 *A*, *B*, *m*, *m*). — Das Oogonium entwickelt sich immer aus der oberen Tochterzelle einer eben getheilten vegetativen Zelle des Fadens, indem jene gleich nach der Theilung kugelig oder eiförmig anschwillt; bei Bulbochaete ist das Oogonium immer die unterste Zelle eines Fruchtastes, was bei dem oben genannten Wachsthumsgesetze derselben die eben genannte Regel nicht aufhebt, insofern die Mutterzelle eines Astes zugleich als dessen Basalzelle fungirt; das Oogonium von Bulbochaete ist niemals die erste Zelle eines Astes, da diese immer als Borste sich ausbildet. Das Oogonium füllt sich zunächst stärker als die übrigen Zellen mit Inhaltsstoffen an; unmittelbar vor der Befruchtung zieht sich der Protoplasmakörper zusammen und bildet, ähnlich wie bei Vaucheria, die Befruchtungskugel, in deren Innerem die Chlorophyllkörner dicht zusammengedrängt sind; die der Oeffnung des Oogonium zugekehrte Stelle der Kugel besteht bloss aus hyalinem Ptotoplasma. Die Oeffnung des Oogonium erfolgt auf verschiedene Weise; bei manchen Arten von Oedogonium und allen Bulbochaeten erhält die Haut desselben seitlich ein ovales Loch, aus welchem sich der farblose Theil der Oosphaere papillenartig hervordrängt, um das Spermatozoid in sich aufzunehmen. Bei einigen Oedogonien (Fig. 154 *A*, *B*) klappt dagegen die Oogonienzelle, ähnlich wie bei dem Entlassen der Schwärmsporen, auf, die sonst gerade Zellreihe des Fadens erscheint dann also an dieser Stelle gebrochen. An dem seitlichen Spalt tritt farbloser Schleim hervor, der sich unter den Augen des Beobachters zu einem offenen schnabelartigen Canal gestaltet (*B*, neben *z*), durch welchen das Spermatozoid eintritt; es vermischt sich mit dem hyalinen Theil des Protoplasma's der Eikugel, indem es zerfliesst. — Unmittelbar nach der Befruchtung umkleidet sich die Eikugel mit einer Haut, die sich später, gleich dem Inhalt, braun färbt, bei Bulbochaete wird der Inhalt der so gebildeten Oospore allein schön roth. Die Oospore bleibt in der Haut des Oogoniums eingeschlossen; dieses trennt sich von den Nachbarzellen des Fadens ab und sinkt zu Boden, wo die Oospore ihre Ruheperiode überdauert. — Wenn sie zu neuer Thätigkeit erwacht, so wächst sie nicht selbst zu einer neuen

Pflanze aus, sondern ihr Inhalt theilt sich bei Bulbochaete, wo dieser Vorgang beobachtet ist, in vier Schwärmsporen, die sammt der inneren Oosporenhaut austreten und nach Auflösung derselben herumschwärmen; zur Ruhe gekommen, wächst jede zu einer Pflanze aus.

Die Coleochaeten[1]) sind kleine (bis 1—2 Mill. grosse), aus verzweigten Zellreihen sich aufbauende chlorophyllgrüne Süsswasseralgen, welche in stehenden und langsam fliessenden Gewässern auf untergetauchten Pflanzentheilen (z. B. Equiseten) festsitzend, kreisrunde dicht anliegende Scheiben oder polsterartige Stöcke bilden; ihr Chlorophyll nimmt die Form wandständiger Platten oder grösserer Klumpen an; den Namen (Coleochaete, Scheidenhaar) verdankt die Gattung dem Umstande, dass gewisse Zellen des Thallus seitliche, in engen Scheiden steckende farblose Borstenhaare bilden (Fig. 156 *A*, *h*). — Vergleicht man die Wachsthumsverhältnisse der verschiedenen Arten, so zeigen sich zwei extreme Fälle, verbunden durch Uebergangsformen; das eine Extrem bildet C. divergens, die sich aus der Spore entwickelnd zunächst kriechende, unregelmässig verzweigte, gegliederte Fäden erzeugt, aus denen aufsteigende, ebenfalls unregelmässig verzweigte gegliederte Aeste entspringen; der ganze Thallus nimmt keine bestimmte Form an; bei C. pulvinata dagegen bildet er ein halbkugeliges Polster; die aus der Keimung hervorgehenden Zellfäden verzweigen sich in einer Ebene ziemlich unregelmässig, aber ungefähr eine Scheibe bildend; von ihnen aus erheben sich aufstrebende, gegliederte, verzweigte Aeste, welche das Polster bilden; bei den folgenden Arten unterbleibt nun die Bildung aufstrebender Aeste, aber die der Unterlage angeschmiegten bilden eine mehr oder minder regelmässige Scheibe; bei C. irregularis kommt diese dadurch zu Stande, dass unregelmässige in einer Ebene liegende Verzweigungen nach und nach alle Zwischenräume erfüllen, bis eine fast lückenlose Zellschicht entsteht; bei Coleochaete soluta (Fig. 155) beginnt dagegen an den beiden ersten Tochterzellen der keimenden Spore eine dichotomische Verzweigung mit entsprechender Zelltheilung, derart, dass schon frühzeitig eine geschlossene Scheibe von radialen Gabelzweigen entsteht, die entweder locker neben einander liegen oder seitlich dicht zusammenschliessen. Während bei den vorigen Arten die Zweige seitlich aus Gliederzellen hervortreten, niemals aber aus der Endzelle eines Astes, ist bei C. soluta mit dem regelmässigen scheibenförmigen, centrifugalen Wuchs bereits die Dichotomie eingetreten; die höchste Ausbildung erreicht dieses Verhalten bei C. scutata; die aus der Keimung hervorgehenden ersten Zellen bleiben hier von Anfang an seitlich verbunden, bilden nicht isolirte

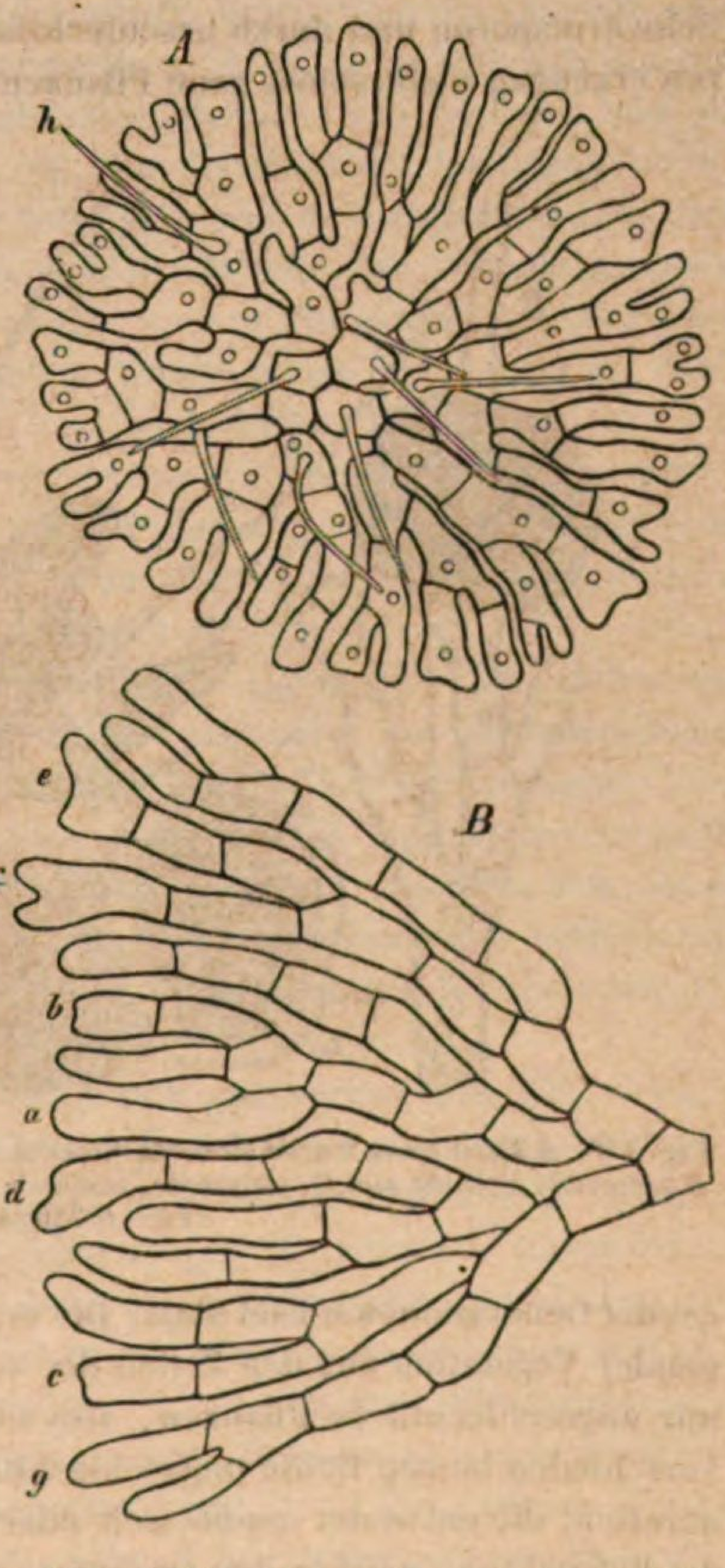


Fig. 155. *A* Coleochaete soluta, eine ungeschlechtliche Pflanze (250mal vergr.); *B* Stück einer solchen Scheibe. Die Buchstaben *a*—*g* zeigen die fortschreitende Dichotomie der Endzellen. (Nach Pringsheim).

1) Pringsheim in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. II p. 1.

Zweige; die einmal angelegte kreisrunde Scheibe wächst an Umfang sich vergrössernd fort, indem die Randzellen durch radiale und tangentiale Wände sich theilen; im Grunde ist dieses Wachsthum zurückzuführen darauf, dass die seitlich verbundenen ersten Zweige radial mit gleicher Heschwindigkeit fortwachsen und sich durch Querwände (hier tangentiale) gliedern, während die Verbreiterung der Endzelle jeder Radialreihe mit der darauf folgenden Radialtheilung einer Dichotomie entspricht. Das bei den vorigen Arten herrschende Gesetz, dass nur die Endzelle eines Zweiges durch Querwände getheilt wird, nimmt bei C. scutata den Ausdruck an, dass hier nur die Randzellen der Scheibe durch tangentiale Wände getheilt werden. Die Fortpflanzung der Coleochaeten wird durch ungeschlechtliche Schwärmsporen und durch geschlechtlich erzeugte ruhende Oosporen bewirkt. Die Oosporen erzeugen nicht sofort neue Pflanzen, sondern mehrere Schwärmsporen. Es findet fol-

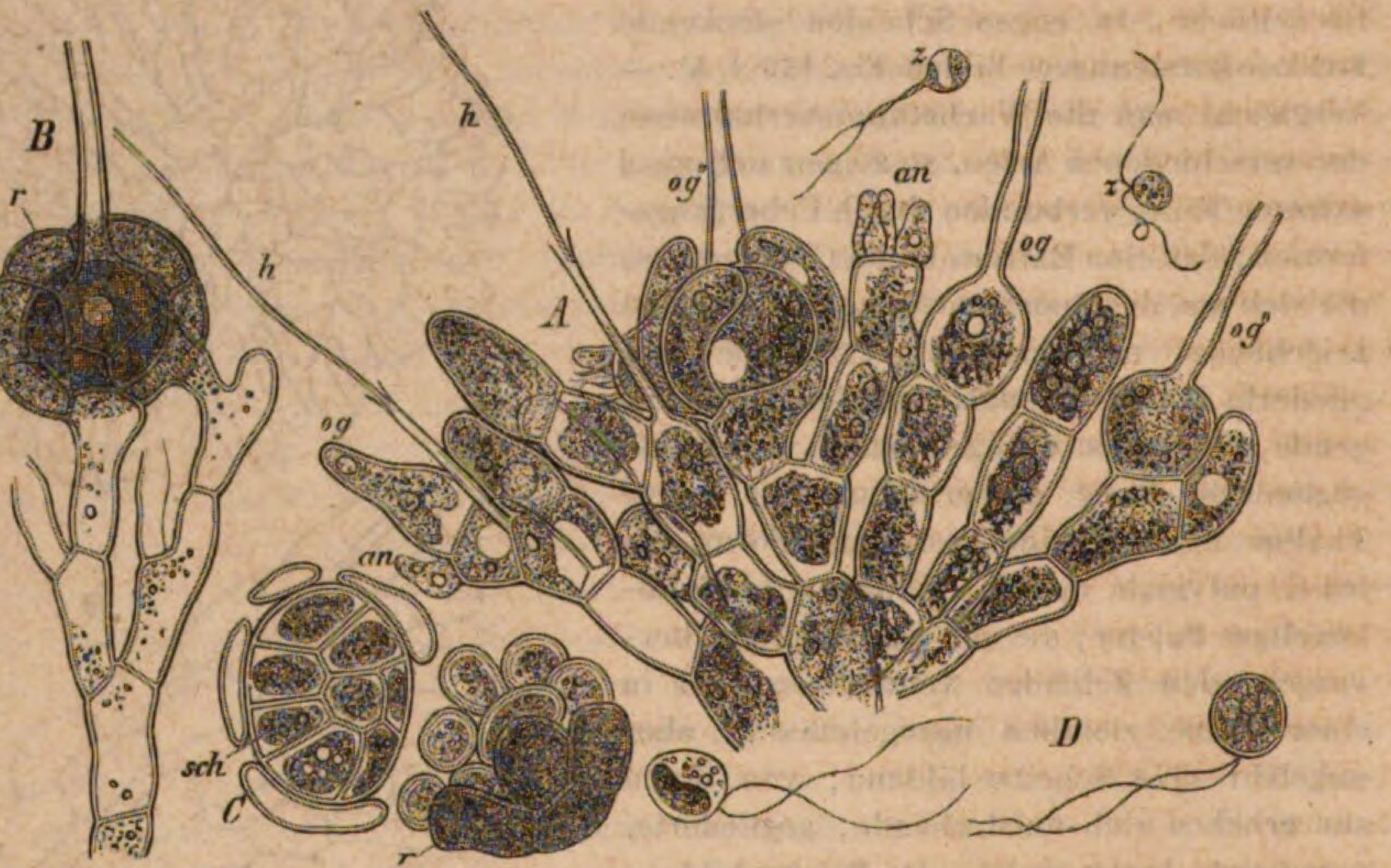


Fig. 156. *A* Theil eines fructificirenden Stockes von Coleochaete pulvinata (350); *B* reifes berindetes Oogonium; *D* keimende Früchte von C. pulvinata, in deren Zellen die Schwärmsporen gebildet werden; *D* Schwärmsporen. (*B*—*D* 280mal vergr.). Nach Pringsheim.

gender Generationswechsel statt: Die ersten Schwärmsporen, welche im Frühjahr bei beginnender Vegetation aus den Zellen der vorjährigen Oosporenfrüchte hervortreten, erzeugen nur ungeschlechtliche Pflanzen, also solche, die nur Schwärmsporen bilden; est nach einer verschieden langen Reihe ungeschlechtlicher Generationen entsteht eine geschlechtliche Generation, die entweder monöcisch oder diöcisch sein kann (je nach der Species). Durch die Befruchtung wird in den Oogonien, welche sich mit einer eigenthümlichen Rindenzellschicht bekleiden, e i n e Oospore erzeugt, welche sich selbst wieder in eine parenchymatische Frucht umbildet, aus deren Zellen in der nächsten Vegetationsperiode die ersten Schwärmsporen hervorkommen (Pringsheim).

Die Schwärmsporen (Fig. 156 *D*) können in allen vegetativen Zellen der Coleochaeten entstehen, bei C. pulvinata vorzugsweise aus den Endzellen der Zweige; sie bildet sich immer aus dem ganzen Inhalt der Mutterzelle und entweicht durch ein rundes Loch in der Haut derselben. —

Das Oogonium ist immer die Endzelle eines Zweiges, bei C. scutata also die Endzelle einer radialen Reihe (Nägeli). Die Einzelnheiten seiner Ausbildung unterliegen, je nach dem Wuchs der Pflanze, manchen, wenn auch untergeordneten Modificationen; wir betrachten zunächst eine Species, die C. pulvinata (Fig. 156), etwas genauer. Die Endzelle eines Zweiges schwillt an und verlängert sich zugleich in einen engen Schlauch (*og* links in

A), der sich dann öffnet (*og''* rechts in *A*) und einen farblosen Schleim austreten lässt. Das chlorophyllhaltige Protoplasma des ausgebauchten Theils bildet den Eikörper, in welchem ein Zellkern sichtbar ist. Gleichzeitig entstehen an benachbarten Zellen die Antheridien, indem zwei bis drei Ausstülpungen (*an* in *A*) hervorwachsen, die sich durch Querwände abgliedern; jede so gebildete ungefähr flaschenförmige Zelle ist ein Antheridium, ihr gesammter Inhalt bildet ein Spermatozoid (*z*) von ovaler Form mit zwei Cilien, welches sich wie eine Schwärmspore bewegt, dessen Eintritt in das Oogonium aber noch nicht beobachtet wurde. Die Wirkung der Befruchtung macht sich im Oogonium indessen dadurch bemerklich, dass sich der Inhalt desselben mit einer eigenen Haut umgiebt, die Oospore bildet; diese wächst nun noch beträchtlich fort und zugleich beginnt die Umrindung des Oogoniums (*r*), indem aus der Trägerzelle desselben Zweige hervorwachsen (*A*, *og''*), welche sich ihm dicht anschmiegen; sie bilden ihrerseits Zweige, welche sich ebenfalls anschmiegen und quer theilen; auch Zweige anderer Aeste legen sich an (*B*); nur der Halstheil des Oogonium wird nicht berindet. Diess Alles geschieht im Mai bis Juli; während nun später die Inhalte der übrigen Zellen der Pflanze verschwinden, färben sich die Wände der Oogoniumrinde tief dunkelbraun. Erst im nächsten Frühjahr beginnt die weitere Umbildung der Oospore innerhalb des berindeten Oogoniums; durch succedane Zweitheilung bildet sich ein parenchymatisches Gewebe; die Rinde wird gesprengt und abgeworfen (Fig. 156 *C*), aus jeder Zelle der Frucht entsteht eine gewöhnliche Schwärmspore, aus dieser eine ungeschlechtliche Pflanze. — Von diesen Vorgängen weicht C. scutata (die am meisten abweichende) nur insofern ab, als hier die sich berindenden Oogonien in der Fläche der Scheibe liegen und die Antheridien durch Viertheilung von Scheibenzellen entstehen. —

Die Florideen sind eine ausserordentlich formenreiche Algengruppe, die mit wenigen Ausnahmen (Batrachospermum, Hildenbrandtia) dem Meer angehört. Im normalen Zustand sind sie roth oder violett gefärbt: die grüne Farbe ihrer in der That vorhandenen Chlorophyllkörper ist durch ein rothes, durch kaltes Wasser ausziehbares Pigment versteckt (Rosanoff: Comptes rendus 1866. 9. April). Von den übrigen Algen unterscheiden sie sich ferner durch den Mangel der Schwärmsporen und den sehr abweichenden Befruchtungsapparat: unbewegliche Spermatozoiden und Trichogyne, die sich durch Copulation (Conjugation) vereinigen und erst mittelbar die Sporenbildung veranlassen.

Der Thallus der Florideen besteht bei den einfachsten aus verzweigten Zellreihen, die sich durch Spitzenwachsthum und Quertheilung ihrer Scheitelzelle verlängern, während die Verzweigung aus den Gliederzellen, nicht selten mit sympodialer Ausbildung stattfindet. Eine scheinbare Gewebebildung wird bei vielen Ceramiaceen (C. Cramer: Physiolog. und systemat. Unters. über die Ceram. Zürich 1863) dadurch hervorgerufen, dass Zweige ihren Mutteraxen dicht angeschmiegt fortwachsen und sie so mit einer Rinde umgeben, was an die Berindung der Charen erinnert. Bei anderen Florideen ist das Thallom eine Zellfläche, die aber häufig mehrschichtig wird; bei manchen (Hypoglossum, Delesseria) nimmt es den Umriss gestielter Laubblätter an, denen auch die Nervatur nicht fehlt; bei anderen (Sphaerococcus, Gelidium) sind es mehr fadenförmige oder schmal bandförmige Gewebekörper, die sich vielfach verästeln, so dass das ganze Thallom nicht selten die zierlichsten Formen darstellt (Plocamium u. a). In allen diesen Fällen findet nach Nägeli (Neuere Algensyst. 248) Spitzenwachsthum durch eine Scheitelzelle (bei Peissonelia vielleicht durch mehrere) statt; bei den einfacheren Formen bildet die Scheitelzelle ihre Segmente einreihig durch Quertheilungen, bei anderen zwei- bis dreireihig durch schiefe Wände. Eine artenreiche Gruppe, die Melobesiaceen (Rosanoff, Mém. de la sociét. imper. d. sc. nat. de Cherbourg. t. XII. 1866) bildet scheibenförmige Thallome, die centrifugal am Umfang fortwachsen und der Unterlage, meist grösseren Algen, dicht anliegen; sie ähneln in Grösse und Lebensweise der Coleochaete scutata, ihr Thallom ist aber mehrschichtig und die Zellwände mit Kalk incrustirt.

Ungeschlechtliche Fortpflanzungsorgane sind die Tetrasporen, die in gewissem Sinne die Schwärmsporen anderer Algen vertreten, aber unbeweglich sind und in mancher Beziehung an die Brutknospen der Lebermoose erinnern. Wenn das Thallom aus Zellreihen be-

steht, so werden die Tetrasporen in der Endzelle seitlicher Zweige erzeugt, bei den anderen (mit Ausnahme der Phyllophoraceen, Nägeli) liegen sie im Gewebe des Thallomes eingebettet, oft in besonders geformten Zweigen, dicht beisammen in grosser Zahl. Die Tetrasporen entstehen durch Theilung einer Mutterzelle und sind in dieser oft nach den Ecken eines Tetraëders, oft aber auch in eine Reihe oder wie die Quadranten einer Kugel geordnet. Zuweilen sind die vier Sporen durch eine, oder durch zwei, selten durch mehr als vier ersetzt (Nägeli); den Nemalien fehlen sie ganz (Thuret und Bornet).

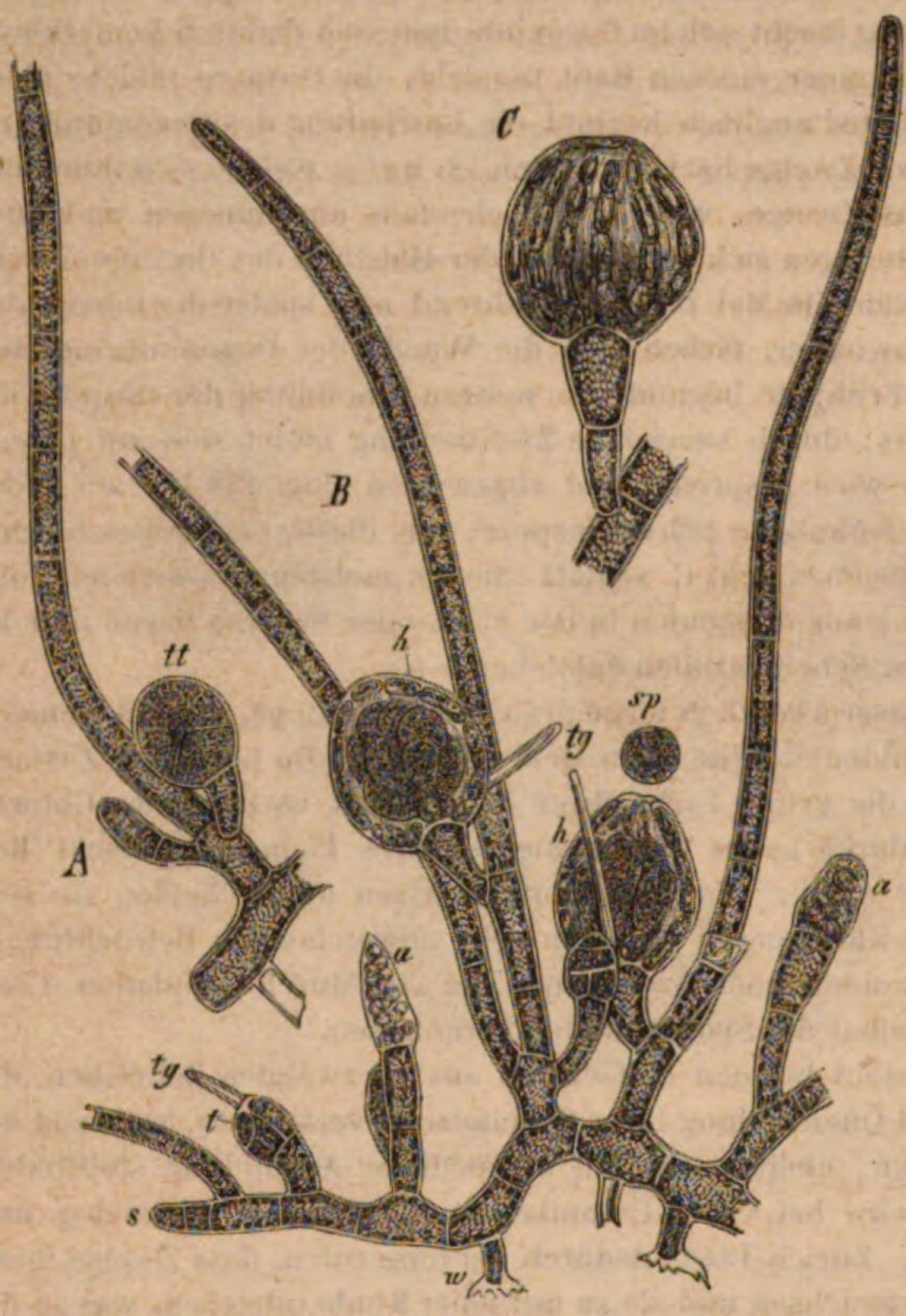


Fig. 157. Lejolisia mediterranea (nach Bornet, etwa 150mal vergr.); *A* kleines Stück eines kriechenden Fadens mit einem Wurzelhaar und einem aufrechten Ast, dessen unteres Glied einen Zweig mit Tetrasporen *tt* trägt. — *B* eine geschlechtliche (monöcische) Pflanze: *w* Wurzelhaare des kriechenden Stammes, dessen Scheitelzelle bei *s* liegt, dessen aufrechte Aeste die Geschlechtsorgane tragen; *a a* Antheridien, in denen die axile Zellreihe leider nicht angedeutet ist; *tg* Trichogyne neben dem Scheitel *t* des Fruchtastes. *h* die Hülle des Cystocarps; bei *sp* eine aus dem Cystocarp ausgetretene Spore. — *C* ein schon entleertes Cystocarp, dessen Hülle aus Zellreihen besteht.

Die Geschlechtsorgane, Antheridien und Trichogynen werden an anderen Exemplaren derselben Species erzeugt (was wohl auf einen Generationswechsel hinweisen dürfte), und häufig sind die geschlechtlichen Exemplare diöcisch.

Die Antheridien sind entweder einzelne Zellen am Ende der aus längeren Zellreihen bestehenden Zweige (Batrachospermum), von denen jede nur ein Spermatozoid erzeugt, oder diese Mutterzellen der Spermatozoiden sitzen in grosser Zahl dicht beisammen auf einer gemeinsamen Axe als Endglieder eines sehr kurzgliedrigen Verzweigungssystemes (Ceramieen, Nägeli). Bei Nitophyllum bedecken sie nach Nägeli dicht gedrängt einzelne Flächenstücke des aus einer Zellschicht bestehenden Thallus; bei den Melobesien werden sie, gleich den Tetrasporen in Höhlungen erzeugt, die durch Ueberwölbung des umliegenden Gewebes entstehen. — Die rundlichen Spermatozoiden haben keine Cilien und schwärmen nicht, sie werden passiv vom Wasser fortbewegt.

Die Entwickelung der Trichogyne und der durch ihre Befruchtung entstehenden Kapselfrucht (Cystocarp), mag zunächst an einem Beispiel, der Lejolisia mediterranea nach Bornet und Thuret[1]) dargestellt werden. Die Cystocarpien entstehen auf kurzen ein- bis zweigliedrigen Zweigen, deren Scheitelzelle durch eine Querwand in eine nicht weiter wach-

1) Bornet und Thuret haben diese merkwürdigen Vorgänge entdeckt (Comptes rendus 1866. T. 68. p. 445 und Ann. d. sc. nat. 5. Série. T. VII. 1867). Der Bau des Trichophors wurde lange vorher von Nägeli genau beschrieben.

sende Terminalzelle (*B*, *t*) und eine breitere Gliederzelle sich theilt, welche durch longitudinale Wände in fünf Zellen, eine centrale (axile) und vier peripherische Zellen zerfällt. Eine der letzteren, die dem Mutterfaden abgekehrte, entfärbt sich, füllt sich mit stark lichtbrechendem Protoplasma und theilt sich dann durch Querwände in drei über einander liegende Glieder, aus denen der Trichophor (Nägeli) besteht; das oberste Glied verlängert sich in einen haarähnlichen Fortsatz, die Trichogyne (*tg* in *B*, wo die Quertheilungen nicht zu sehen sind), welche neben der Scheitelzelle (*t*) des Fruchtastes emporwächst. Die drei anderen peripherischen Zellen theilen sich, nach der Befruchtung der Trichogyne, und wachsen in gegliederte Zweige aus, die dicht neben einander aufwärts wachsend das eigenthümliche Pericarp (*C*) der Lejolisia darstellen. Im Centrum dieses Pericarps entstehen die Sporen als Auswüchse der centralen Zelle (?); die Zellen des Trichophors participiren nicht an der Sporenbildung; der Trichophor wird von dem entstehenden Cystocarp bei Seite gedrängt (*B*, *h*, *gt*), die Trichogyne erscheint daher später aussen seitlich an der Frucht.

Klarer treten die Stellungsverhältnisse der Theile des Cystocarps in der nach Nägeli copirten Abbildung von Herpothamnion hermaphroditum (Fig. 158) hervor. An einem Hauptast *st*, *st* entsteht bei *A* ein Zweig *a*, der hier ein Antheridium *an* und ein junges Cystocarp trägt. Das Antheridium besteht aus einer axilen Zellreihe, welche den Zweig fortsetzt und den aus den Gliedern derselben hervorsprossenden sehr kurzen Zweigen, welche die Mutterzellen der Spermatozoiden tragen; das Ganze umhüllt von einer Schleimmasse. — Der weibliche Zweig bildet zunächst die Gliederzellen *b*, *c* und endigt in der Scheitelzelle *i*; die letzte Gliederzelle zwischen *c* und *i* bildet das Cystocarp; sie hat sich durch longitudinale

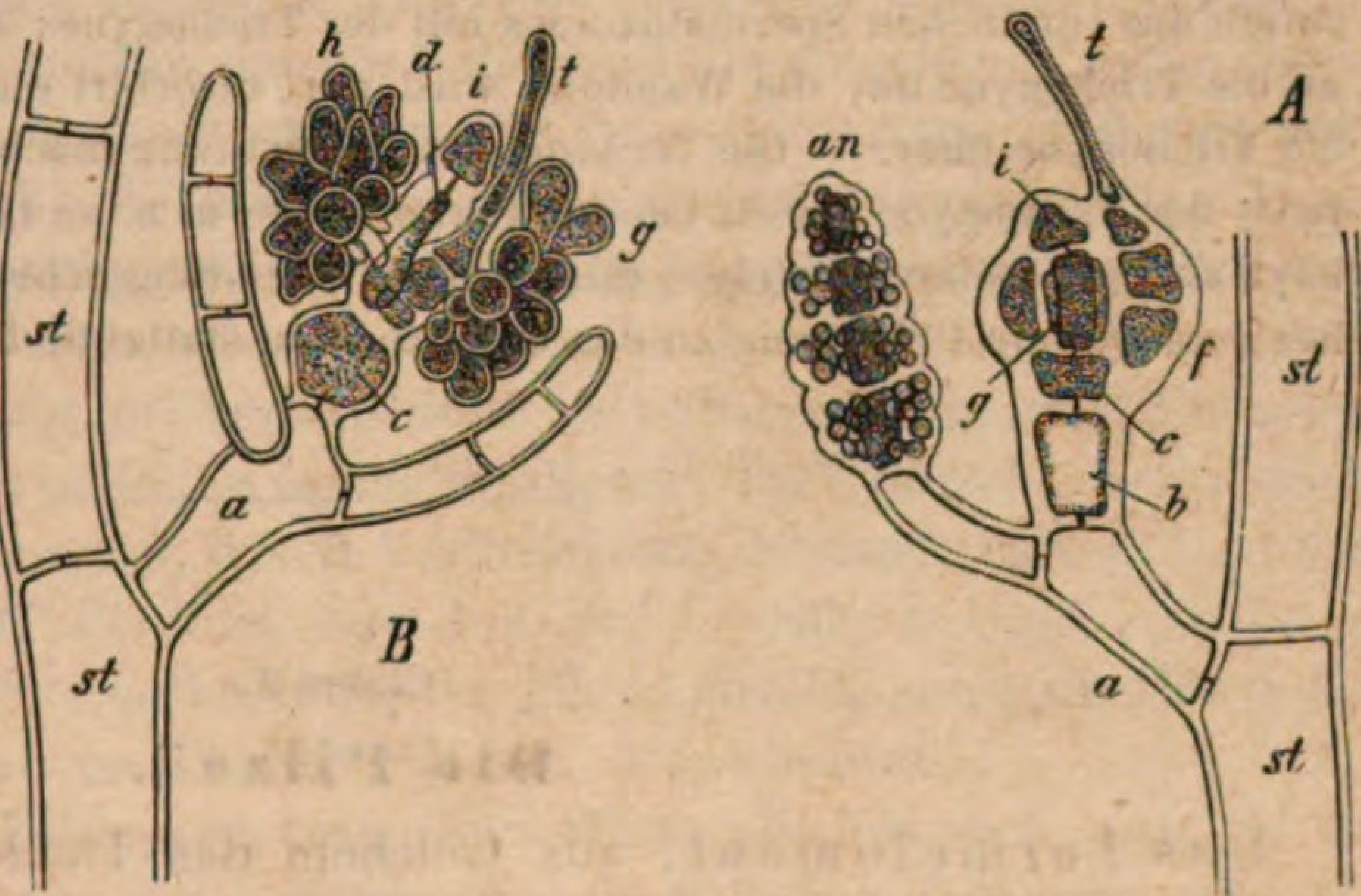


Fig. 158. Herpothamnion hermaphroditum. *A* ein Ast mit der Anlage des Cystocarps (*st*) und eines Antheridium *an*. — *B* nach der Befruchtung, das sich entwickelnde Cystocarp (nach Nägeli in Sitzungsber. der k. bayer. Ak. 1861).

Theilungen in vier peripherische und eine axile Zelle getheilt; von ersteren ist die dem Beobachter zugekehrte *g* und eine seitliche links zu sehen; eine andere peripherische Zelle hat sich durch Quertheilungen in eine Zellreihe verwandelt, welche den Trichophor *f* mit der Trichogyne *t* darstellt. — In Fig. *B* hat die Befruchtung schon stattgefunden (der Zweig *a* trägt hier kein Antheridium). Die Zelle *c* entspricht der Zelle *c* in *A*; die Scheitelzelle *i* ist mit *i* in *A* identisch, die axile Zelle *d* entspricht der in *A* hinter *g* liegenden; die Trichogyne *t* und die darunter liegenden Zellen des Trichophors sind noch sichtbar. Aus den zwei seitlichen Zellen, welche in *A* neben dem Trichophor liegen, sind hier durch Bildung sehr kurzer Zweigsysteme die Sporenhaufen *g* und *h* entstanden; unterhalb der Zelle *c* sprossen aus dem Träger *a* Zellfäden hervor, welche die Hülle des Cystocarps darstellen. — Es ist an beiden Beispielen leicht ersichtlich, dass in Folge der Befruchtung der Trichogyne nicht diese selbst, sondern tiefer liegende benachbarte Zellen, die nicht einmal zum Trichophor gehören, mit ihm aber gleichen Ursprungs sind, die Sporenmassen erzeugen und dass die Bildung der Hülle des Cystocarps ebenfalls Folge der Befruchtung ist. — Viel unmittelbarer wirkt die Befruchtung der Trichogyne bei den Nemalieen, zu denen auch Batrachospermum gehört; dort ist kein Trichophor vorhanden, die Trichogyne allein vertritt ihn; ihre untere Anschwellung erzeugt nach der Befruchtung selbst das Cystocarp (nach Bornet und Thuret) in-

dem aus ihr zahlreiche, mehrgliedrige Zweige hervorsprossen, die einen kugeligen Knäuel darstellen (Glomerulus) und deren Endglieder die Sporen bilden; unterhalb der Trichogyne treten noch Hüllzweige hervor (Ausführliches über Batrachospermum bei Solms-Laubach in Botan. Zeitg. 1867. No. 21, 22). — Den complicirtesten und merkwürdigsten Befruchtungsvorgang fanden Thuret und Bornet bei Dudresnaya; hier entstehen die Cystocarpien auf ganz anderen Zweigen als der Trichophor; nachdem die an ihrer Basis schraubig gewundene lange Trichogyne befruchtet worden ist, sprossen unterhalb derselben Schläuche hervor, welche zu den Fruchtzweigen hinüberwachsen; jeder Fruchtzweig besitzt eine kugelige Scheitelzelle, an diese legt sich der Verbindungsschlauch (tube connecteur) dicht an, wächst dann weiter und verbindet sich so mit mehreren Fruchtzweigen; an den Verbindungsstellen verschmilzt der gegliederte Verbindungsschlauch mit der Scheitelzelle des Fruchtzweiges; die Wandung beider verschwindet dort. Der so copulirte Theil des Verbindungszweiges schwillt an und füllt sich mit Protoplasma, das sich mit einer Wand abschliesst und erzeugt nun erst das Cystocarp. — Die Verbindungsschläuche übertragen also die befruchtende Wirkung von einer Trichogyne aus auf mehrere Fruchtzweige, indem sie durch Conjugation mit diesen Cystocarpien erzeugen.

Der Befruchtungsact selbst besteht bei allen Florideen in einer Copulation oder Conjugation des rundlichen Spermatozoides mit der Trichogyne; d. h. das Spermatozoid legt sich an die Trichogyne an, die Wandung wird dort resorbirt und der Inhalt des ersteren tritt in die Trichogyne über. — Die Wirkung der Befruchtung macht sich bei den Nemalieen an der Basis der Trichogyne selbst, bei den Ceramiaceen u. a. an benachbarten Zellen, bei Dudresnaya an ganz anderen Zweigen mittels der Verbindungsschläuche geltend. Durch die Nemalieen scheint ein Uebergang zu den Coleochaeten stattzufinden.

Classe 2.

Die Pilze[1]).

Das Formelement, aus welchem das Thallom der Pilze sich aufbaut, sind chlorophyllfreie Zellenfäden mit Spitzenwachsthum, die sich nur selten durch Dichotomie, gewöhnlich aber durch seitliche Sprossung vielfach verzweigen. Diese Elementargebilde der Pilze werden Hyphen genannt. Nur bei der einen Pilzgruppe, welche den Uebergang von den Syphoneen unter den Algen zu den typischen Pilzen vermittelt, bei den Phycomyceten, besteht die Hyphe aus einer einzigen ungetheilten Zelle, in allen übrigen Fällen wird sie durch Quertheilungen gegliedert; die Hyphe ist also gewöhnlich eine chlorophyllfreie verzweigte Zellenreihe mit fortwachsender und sich quertheilender Scheitelzelle; doch kommen auch intercalare Quertheilungen in den Gliedern vor. — Bei den einfachsten Formen, die man als Haplomyceten bezeichnet hat, die aber auch blosse Entwickelungszustände höherer Formen umfassen, besteht das ganze Thallom aus einer einzigen, meist reich verzweigten Hyphe; die massigen, compacten Pilzkörper werden durch Vereinigung zahlreicher, gemeinsam fortwachsender Hyphen gebildet; die grösseren Pilze sind ohne Ausnahme derartige Vergesellschaftungen; die Hyphen ziehen in

1) Von den die ganze Classe umfassenden Werken sind die wichtigsten: Corda, Icones fungorum. 6 Bde. Prag 1837—1854. — Tulasne, Selecta fungorum carpologia. 3 Bde. Paris 1861—1865. — De Bary, Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten. Leipzig 1866. Die wichtigsten Arbeiten über einzelne Abtheilungen sind unten citirt.

ihnen entweder gleichlaufend neben einander hin, oder ihre zahlreichen Verzweigungen verflechten sich unter einander in mannigfaltiger Weise; werden diese Geflechte sehr dicht, sind die Glieder der Hyphen dabei kurz und dick, durch gegenseitigen Druck polyëdrisch, so nimmt der Complex die Form eines parenchymatischen Gewebes an, dessen Entstehung aus Hyphen aber den Namen Pseudoparenchym rechtfertigt. Es findet sich vorwiegend an der Oberfläche grösserer Pilzkörper (als Hautsystem) entwickelt.

Wenn ein aus zahlreichen Hyphen bestehender Pilzkörper an einem Puncte einen Scheitel bildend in die Länge wächst, so geschieht es, wie aus dem Gesagten folgt, niemals mittels einer Scheitelzelle, sondern eine gewisse Zahl von Hyphen reicht bis zur Spitze, wo jede für sich, aber übereinstimmend mit ihren Nachbarn, durch Scheitelwachsthum sich verlängert; breitet sich ein Pilzkörper scheibenförmig, am Rande fortwachsend aus, so geschieht es dadurch, dass die Hyphen sich, von einem Centrum ausgehend, radial verlängern und dem wachsenden Umfang entsprechend sich seitlich verzweigen. — Eine auf Verzweigung beruhende äussere Gliederung zusammengesetzter Pilzkörper kommt ziemlich selten vor (Clavaria, Xylaria), und in diesem Falle sind die einzelnen Zweige immer gleichartig unter einander; niemals erreicht die Verzweigung jene Differenzirung in Axen und heterogene seitliche blattähnliche Anhängsel, wie bei vielen Algen. Weit häufiger als die Verzweigung ist übrigens die Neigung grösserer Pilzkörper zur Bildung compacter, rundlicher Gewebemassen, in deren Innerem für die Fortpflanzung eine Differenzirung in verschiedene Gewebeschichten und Complexe eintritt. Bei den Gastromyceten werden in diesem Falle durch nachträgliche Streckung innerer Gewebemassen, durch Verflüssigung gewisser Partien und Zerreissung äusserer Schichten (Peridien) zur Zeit der Fruchtreife und zum Zweck der Sporenaussaat, oft höchst auffallende, im Pflanzenreich sonst unerhörte Gestalten hervorgebracht (Clathrus, Phallus, Geaster, Crucibulum).

Der gesammte Entwickelungsprocess eines Pilzes gliedert sich, mag er aus einer verzweigten Hyphe oder einer Hyphengesellschaft bestehen, in zwei Abschnitte: aus der Spore wird zuerst unmittelbar (oder durch Vermittelung eines Promyceliums) ein Mycelium erzeugt, aus welchem später die Fruchtträger hervorgehen.

Das Mycelium kriecht, aus den Keimhyphen hervorgehend und vielfach verzweigt, in oder auf dem ernährenden Substrat herum, aus welchem es die nutzbaren Stoffe aufsammelt; in vielen Fällen bestehen seine Verzweigungen aus einfachen Hyphenästen, die sich zuweilen hautartig vereinigen (Penicillium auf Flüssigkeiten); bei den Pilzen mit grossem compactem Fruchtkörper bestehen die Verzweigungen des Myceliums oft aus dickeren Strängen, deren jeder aus zahlreichen, gleichlaufenden Hyphen zusammengesetzt ist (Phallus, Sphaerobolus, Agaricus campestris u. a.). Nicht selten anastomosiren die Myceliumzweige unter einander, im ersten Fall durch eine Art Copulation der Hyphen, im anderen Fall durch Aufnahme der Hyphen eines Astes zwischen die Hyphen eines anderen. — Diese Mycelien können nun kürzere oder längere Zeit leben (oft Jahre lang), sie können nur einmal oder zu wiederholten Malen Fruchtträger erzeugen (monocarpisch oder polycarpisch sein). Bei den haplomycetischen Formen sind die Fruchtträger einfache Hyphenzweige, welche oft aus dem Substrat hervortreten, bei den übrigen Pilzen erscheinen sie als knäuelartige Anhäufungen der Myceliumzweige

an bestimmten Puncten, die sich dann selbständig in der mannigfaltigsten Weise weiter entwickeln, entweder im Substrat verbleibend (Trüffeln) oder über dieses emporwachsend. In manchen Fällen treibt der junge Fruchtkörper selbst wieder Hyphen, welche in das Substrat eindringend, ein secundäres Mycelium darstellen.

Eine besondere Form der Mycelien sind die Sclerotien, die man früher für eine besondere Abtheilung selbständiger Pilzformen hielt; sie stellen knollenförmige Körper dar und sind nicht einer bestimmten systematischen Gruppe von Pilzen eigen, sondern kommen, der specifischen Lebensweise entsprechend, bei Arten der verschiedensten Gruppen vor, ähnlich wie Zwiebeln und Knollen bei den Phanerogamen. Die Sclerotien entstehen aus gewöhnlichen Mycelien durch eine dichte Verflechtung von Hyphen, es sind harte Körper von bestimmter Form, deren äussere Schicht meist als Pseudoparenchym entwickelt, eine Art Schale oder Haut bildet. Sie finden sich je nach dem Wohnort des Pilzes auf oder in Pflanzentheilen, z. B. abgefallenen Blättern, oder im Boden und machen eine Ruheperiode durch, nach welcher sie Fruchtkörper erzeugen und indem diese sich von ihrer Substanz ernähren, zu Grunde gehen.

Besteht der aus dem Mycelium hervorgehende Fruchtkörper aus einer einfachen oder verzweigten Hyphe, so trägt diese am Ende ihrer Verzweigungen die Sporen oder nach Umständen die Geschlechtsorgane; ist der Fruchtkörper aus zahlreichen Hyphen zusammengesetzt, so treten die sporenbildenden Hyphenzweige dicht neben einander auf und bilden flächenartige Ausbreitungen, die man Hymenien nennt; die einzelnen Fruchtzweige stehen senkrecht auf der Hymenialfläche. Je nachdem das Hymenium sich auf der Oberfläche oder im Inneren des Fruchtkörpers bildet, wird dieser als gymnocarp oder angiocarp bezeichnet. Die Hymenialflächen sind gewöhnlich sehr ausgedehnt, ihre Form für bestimmte Pilzgruppen höchst charakteristisch (siehe unten Gastromyceten, Hymenomyceten, Discomyceten). In den Hymenien entstehen immer nur ungeschlechtliche Fortpflanzungszellen, die Sporen, was indessen nicht ausschliesst, dass der hymenientragende Körper selbst das Product einer geschlechtlichen Function sei (Peziza).

Die Fortpflanzung der Pilze ist noch mannigfaltiger als die der Algen; bei denjenigen Arten, deren Entwickelungskreis vollständig bekannt ist, findet geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung statt, oder die letztere wird durch Conjugation vertreten. Wo bisher keine geschlechtliche Fortpflanzung und keine Conjugation beobachtet wurde, da darf man annehmen, dass die Kenntniss der Entwickelungsreihen noch lückenhaft ist, dass vielleicht Formen, die man bisher für selbständige hielt, nur Glieder eines Generationswechsels sind. Wo Geschlechtsfunction oder Conjugation eintritt, da ist sie jederzeit mit einem Generationswechsel verbunden; die so erzeugten Fortpflanzungsorgane produciren ungeschlechtliche Pflanzen, aus denen eher oder später wieder geschlechtliche hervorgehen. Das Eingreifen dieser verschiedenen Fortpflanzungsweisen in den ganzen Entwickelungsgang und in die ganze Lebensweise der einzelnen Species ist aber so verschieden, dass sie eine allgemeine zusammenfassende Darstellung nicht gestattet (vergl. die Beispiele weiter unten). Wichtig ist es, hervorzuheben, dass in einigen Fällen bereits festgestellt wurde, dass die grossen Fruchtkörper unmittelbar aus einer geschlechtlichen Function, welche am Mycelium stattfindet, hervorgehen, so dass das Mycelium die erste geschlechtliche, der Fruchtkörper die

zweite ungeschlechtliche Generation darstellt (Peziza, Erysiphe). Bei den Phycomyceten ist dagegen das Product der geschlechtlichen Function oder der Copulation eine Dauerzelle (Oospore, Zygospore), ähnlich wie bei den meisten Algen, während die Fortpflanzung der Pezizen und Erysiphen vielleicht eher an die der Florideen erinnert. Die ungeschlechtlich erzeugten Sporen sind ihrer Entstehung und Form nach sehr verschieden, und bei vielen Pilzarten sind bereits zwei, drei, selbst vier verschiedene Sporenformen innerhalb eines Entwickelungskreises beobachtet worden. Da auch diese Verhältnisse nur an Beispielen sich klar machen lassen, so soll hier einstweilen nur das für die Nomenclatur Wichtigste hervorgehoben werden. — Bei mehreren Phycomyceten werden Schwärmsporen gebildet, die aber allen übrigen Pilzen fehlen. Die unbeweglichen Sporen werden entweder einfach am Ende eines Hyphenzweiges, den man als Basidium bezeichnet, abgegliedert, und diese Abgliederung kann sich öfter wiederholen, so dass ein Basidium eine Sporenkette (Conidienkette) erzeugt, oder die Sporen sprossen aus dem Basidium als kurze, anschwellende, sich abgliedernde Zweiglein hervor, entweder nach einander oder simultan (in diesem Falle meist zu zwei, vier oder mehr). Diese Sporenbildungen beruhen in letzter Instanz auf Zweitheilung des Basidiums; wesentlich verschieden von diesen Basidiosporen[1]) sind die Ascosporen, welche durch freie Zellbildung im Protoplasma der schlauchartig angeschwollenen Endzelle (Ascus) eines Hyphenzweiges entstehen; mit der Ausbildung der Sporen und ihrer Entleerung geht der Ascus zu Grunde. Sowohl die Basidiosporen als die Ascosporen, die übrigens oft beide im Entwickelungskreis einer Species auftreten, können durch nachträgliche (oft früh eintretende) Theilung in mehrere Fächer zerfallen, also mehrzellig werden; solche aus Zellreihen oder Zellkörpern bestehende Sporen werden als zusammengesetzte, septirte Sporen bezeichnet; gewöhnlich ist jede einzelne Theilzelle einer solchen keimungsfähig und kann daher Theilspore (Merispora De Bary) genannt werden. Ausserdem kommt Bildung von Brutkörnern nicht selten vor, indem einzelne Hyphenzweige durch wiederholte Quertheilung in eine Reihe von Zellen zerfallen, welche keimfähig sind. Die Hefe endlich, deren morphologische Bedeutung noch unbekannt ist, besteht aus rundlichen Zellen, die auseinander hervorsprossend und sich isolirend, als einzellige Pflanzen fortleben.

Die Lebensweise der Pilze wird in allen wichtigeren Zügen durch die Thatsache beherrscht, dass sie des Chlorophylls entbehren, also nicht assimiliren, sondern darauf angewiesen sind, die assimilirten, kohlehaltigen Verbindungen anderer Organismen in sich aufzunehmen. Diess thun sie entweder, indem ihre Mycelien im Boden die erst theilweise zersetzten Ueberreste von Thier- und Pflanzenkörpern aufsammeln, oder sie wachsen auf und in Excrementen, oder sie sind Schmarotzer; in diesem Falle können sie auf lebenden Pflanzen und Thieren sich ansiedeln und in diese eindringend sie tödten, zu ihrer weiteren Zersetzung beitragen, oder ihr Einfluss auf den Wirth ist ein minder ungünstiger; sie bedingen dann an den Pflanzen, deren Gewebe sie bewohnen, eigenthümliche Degenerationen (Aecidium elatinae veranlasst so z. B. die sogen. Hexenbesen der Weisstanne:

1) In diese Kategorie gehören auch die Spermatien, sehr kleine, sporenähnliche Gebilde, die meist in grosser Menge bei Uredineen und Ascomyceten erzeugt werden, deren Function aber noch unbekannt ist.

De Bary, in Bot. Zeitg. 1867). Der Parasitismus der Pilze durchläuft alle Grade bis zu den äussersten Extremen; manche von ihnen wohnen ganz und gar im Gewebe von Pflanzen und Thieren, manche leben parasitisch auf anderen Pilzen [1]). Da sie bei dem Mangel des Chlorophylls auch des Lichtes zu ihrer Ernährung nicht bedürfen, so können sie, wenn nicht die Sporenaussaat es anders verlangt, auch in dichter Finsterniss alle Entwickelungsstufen durchmachen, so die Trüffeln und zahlreiche andere unterirdische Pilze. Manche jedoch bedürfen des Lichts zu ihrer morphologischen Ausbildung und bringen ohne seinen Einfluss keine Fruchtkörper hervor, während das Mycelium im Finstern üppig vegetirt (Rhizomorpha und viele andere).

Bezüglich der Stoffbildung zeigen die Pilze ausnahmslos die eine Eigenthümlichkeit, dass sie niemals Amylum bilden; mit ihrem Chlorophyllmangel hängt diess aber nicht unmittelbar zusammen, da phanerogamische Schmarotzer, wie Cuscuta, Orobanche u. a. ebenfalls kein Chlorophyll, aber viel Stärke bilden. Auch andere grobkörnige Bildungen sind in ihren Zellen selten. Der sehr häufig von den Pilzen aufgesammelte Kalk wird als kleesaurer Kalk fast immer auf der Oberfläche der Hyphen in kleinen krystallinischen Körnchen abgelagert.

Die Zellhaut der Hyphen ist gewöhnlich nicht fähig durch Iod oder durch Iod und Schwefelsäure, Chlorzinkjod gebläut zu werden, doch sind die Fälle, wo diess möglich ist, nicht selten (De Bary l. c., p. 7). Gewöhnlich ist die Haut dünn, glatt, ohne erkennbare Schichten- und Schalenbildung; letztere tritt aber an den Sporen, zumal den Dauersporen, hervor, insofern sie ein Exosporium bilden, welches von dem Endosporium bei der Keimung durchbrochen wird. Die Asci der Pyrenomyceten differenziren sich oft in eine äussere feste und eine innere quellende Schicht. Die Haut ist häufig dunkel gefärbt, aber selten oder vielleicht niemals wirklich verholzt; gewöhnlich ist sie zähe, selten hart und spröde. Eine wichtige Rolle spielt auch bei den Pilzen die Schleimbildung durch Erweichung und Quellung äusserer Hautschichten der Hyphen; entweder findet diess an allen Hyphen eines Pilzkörpers statt, wodurch dieser gallertartig erscheint, so z. B. bei den Tremellen, oder es werden einzelne Portionen oder Schichten eines grösseren Hyphencomplexes nachträglich in diese Schleimbildung hineingezogen, worauf die bereits erwähnte innere Gliederung vieler Gastromyceten beruht. Selbst an den Sporen kommt diese Schleimbildung vor, so dass die Aussaat in Form eines abtropfenden, sporenhaltigen Schleimes stattfindet (Sphacelia, Phallus). Häufig aber fallen die Sporen trocken ab, oder sie werden einzeln oder in Masse ausgestossen, oder fortgeschleudert (Pilobolus, Ascobolus, Sphaerobolus).

Seit den Arbeiten Tulasne's, De Bary's, Woronin's und anderer ist die systematische Gruppirung der Pilze, ähnlich wie der Algen, in einer vollständigen Umbildung begriffen. Ganze Abtheilungen von Gattungen früherer Systeme sind als blosse Entwickelungsglieder im Generationswechsel anderer Formen erkannt worden, und vielen scheinbaren Species und Gattungen droht dasselbe Schicksal. Einstweilen ist die von De Bary vorgeschlagene Eintheilung, welche dem gegenwärtigen Stand der Wissenschaft entspricht, beizubehalten; die Classe der Pilze gliedert sich demnach in folgende Gruppen:

1) Ueber die Heteröcie, eine besondere Form des Parasitismus siehe unten sub II.

I. Phycomyceten.
1. Saprolegnieen.
2. Peronosporeen.
3. Mucorineen.

II. Hypodermier.
1. Uredineen.
2. Ustilagineen.

III. Basidiomyceten.
1. Tremellineen.
2. Hymenomyceten.
3. Gastromyceten.

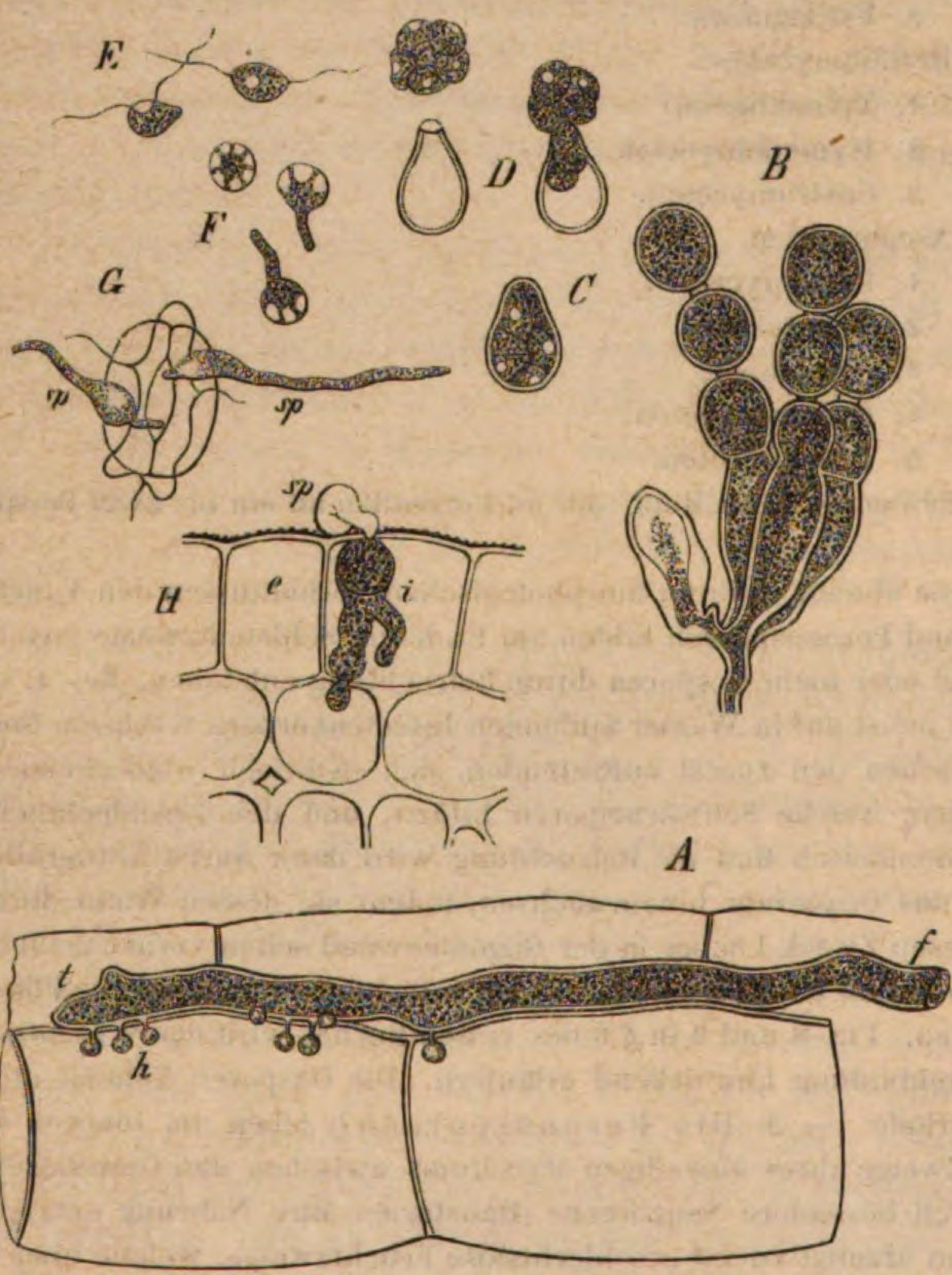
IV. Ascomyceten.
1. Protomyces (?).
2. Tuberaceen.
3. Onygeneen.
4. Pyrenomyceten.
5. Discomyceten.

Der Charakter jeder wichtigeren Abtheilung soll im Folgenden an ein bis zwei Beispielen erläutert werden.

I. Phycomyceten; sie ähneln in ihren morphologischen Verhältnissen den Vaucheriaceen; die Saprolegnieen und Peronosporeen bilden am Ende der Schlauchzweige kugelige Oogonien, in deren jedem ein oder mehr Oosporen durch Befruchtung entstehen. Bei 1) den Saprolegnieen[1]), welche meist auf in Wasser faulenden Insectenkörpern wachsen, findet ein Generationswechsel zwischen den zuerst auftretenden, sich mehrfach wiederholenden ungeschlechtlichen Individuen, welche Schwärmsporen bilden, und den geschlechtlichen statt; diese sind entweder monöcisch und die Befruchtung wird dann durch Antheridienzweige bewirkt, welche in das Oogonium hineinwachsen, indem sie dessen Wand durchbohren, oder es sind für diesen Zweck Löcher in der Oogonienwand schon vorher gebildet; oder die geschlechtliche Generation ist diöcisch; in diesem Falle bildet die männliche Pflanze schwärmende Spermatozoiden. Fig. 8 und 9 in § 3 des ersten Buches wird das Wesentliche der Zoosporen- und Oosporenbildung hinreichend erläutern. Die Oosporen keimen direct nach Verlauf einer Ruheperiode. — 2) Die Peronosporeen[2]) leben im Inneren von Phanerogamen, indem die Zweige ihres einzelligen Myceliums zwischen den Gewebezellen fortwachsen, denen sie durch besondere Saugorgane (Haustorien) ihre Nahrung entziehen (Fig. 159 *A*, *h*). Das Mycelium erzeugt zuerst geschlechtslose Fruchtzweige, welche über die Oberfläche hervortreten; bei Peronospora kommen sie aus den Spaltöffnungen und verzweigen sich baumförmig; bei Cystopus sind sie keulig (Fig. 159 *B*) und dichtgedrängt, unter der Epidermis ein Hymenium bildend. Die abgegliederten Conidien sind bei manchen Peronosporen einfache Sporen, bei anderen (Per. infestans) und allen Cystopusarten sind die Conidien nicht unmittelbar keimfähig, sondern entwickeln, in Berührung mit Wasser (Thautropfen, Regen), mehrere Zoosporen (Fig. 159 *C*, *D*, *E*, *F*). Bei manchen Cystopusarten ist das Endglied jeder Conidienreihe unmittelbar keimfähig. — Die Zoosporen von Peronospora infestans legen sich nach dem Schwärmen auf die Cuticula der Nährpflanze fest, umgeben sich mit dünner Haut und bohren ein feines Loch durch die äussere Epidermiswand des Wirthes (Fig. 159 *H* bei *sp*), durch welches der Keimschlauch mit dem ganzen Protoplasma der Zoospore in die Epidermiszelle eindringt, um, diese nochmals durchbohrend, in die Intercellularräume zu gelangen; die Zoosporen von Cystopus (candidus) legen sich in der Nähe der Spaltöffnungen fest und treiben ihren Keimschlauch in den Porus derselben, also direct in die Intercellularräume hinein, aber der Schlauch entwickelt sich ausschliesslich dann zu

1) Pringsheim in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. I. p. 289, Bd. II. p. 205.
2) De Bary l. c. p. 176 und Ann. des sc. nat. 4. Série. T. XX.

einem Mycelium, wenn die Aussaat auf den (grünen) Cotyledonen der Nährpflanze (Lepidium sativum, Capsella) stattgefunden hat. — Ist das Mycelium einmal im Parenchym des Wirthes constituirt, so wächst es in diesem fort, verbreitet sich endlich oft durch die ganze Pflanze, um an verschiedenen Stellen des Stengels, der Blätter oder Inflorescenzen die conidientragenden Zweige hervorzustrecken; auf diese Weise kann das (einzellige) Mycelium auch überwintern, bei Peronospora infestans z. B. innerhalb der Kartoffelknollen, um im nächsten Frühjahr in den Keimtrieben sich weiter zu entwickeln. — Die Sexualorgane der Peronosporen entwickeln sich im Inneren des Gewebes der Nährpflanze; kugelig anschwellende Zweigenden des Myceliums gestalten sich zu Oogonien (Fig. 160 *A*, *og*), in deren jedem aus einem bestimmten Theil des Protoplasma's eine Eikugel entsteht (*B*, *os*); von einem anderen Myceliumaste her wächst ein Zweig dem Oogonium entgegen, legt sich anschwellend dicht an, und indem sich der dickere Theil durch eine Querwand (ähnlich wie das Oogonium selbst) absondert, bildet er sich zum Antheridium aus; sobald die Oosphaere gebildet ist, bohrt sich ein feiner Zweig des Antheridiums (*B*, *an*) durch die Oogonienhautund dringt in die Oosphaere ein. Nach der Befruchtung umgiebt sich diese mit einer Haut, die, sich verdickend, eine äussere rauhe, buckelige, dunkelbraune Schale (Exosporium) und eine innere Hautschicht (Endospor) bildet. — Diese Oosporen überdauern den Winter und keimen dann, bei Peronospora Valerianellae auf feuchtem Boden einen Myceliumschlauch bildend; die von Cystopus aber erzeugen Zoosporen, indem sich das Endospor (*i*) blasenartig aus dem zerreissenden Exospor hervordrängt (Fig. 160 *F*) und dann platzt, werden die Zoosporen (*G*) frei und verhalten sich genau so, wie die aus Conidien hervorgegangenen Zoosporen dieser Gattung. — 3) Von den Mucorineen mag Mucor stolonifer[1]) hier erwähnt werden; er bewohnt todte oder absterbende Pflanzentheile, besonders fleischige Früchte, die durch seinen Eingriff rasch in Fäulniss übergehen. Das Mycelium bildet 1—3



159. Cystopus candidus (*H* Peronospora infestans) nach de Bary (400). *A* Myceliumzweig an der Spitze *t* fortwachsend mit Haustorien *h* zwischen den Markzellen von Lepidium sativum; *B* Conidientragender Zweig des Mycelium; *C*, *E* Schwärmsporenbildung aus Conidien; *F* keimende Schwärmer; *G* solche auf einer Spaltöffnung keimend; *H* durch die Epidermis eines Kartoffelstengels sich einbohrend.

1) De Bary und Woronin, Beiträge zur Morph. u. Phys. der Pilze. Frankfurt a. M. 1866, p. 25.

Centimeter lange, über das Substrat hinkriechende stolonenähnliche Schläuche, die sich durch wurzelähnliche Zweige, später Querwände bildend, jenem dicht anlegen, während aufsteigende Zweige von 2 — 3 Millim. Höhe zu Sporangienträgern werden; das Ende der Letzteren schwillt kugelig an und füllt sich mit Protoplasma, eine Querwand, welche diese Anschwellung von dem Schlauchträger trennt, wölbt sich convex hoch hinauf in den Raum

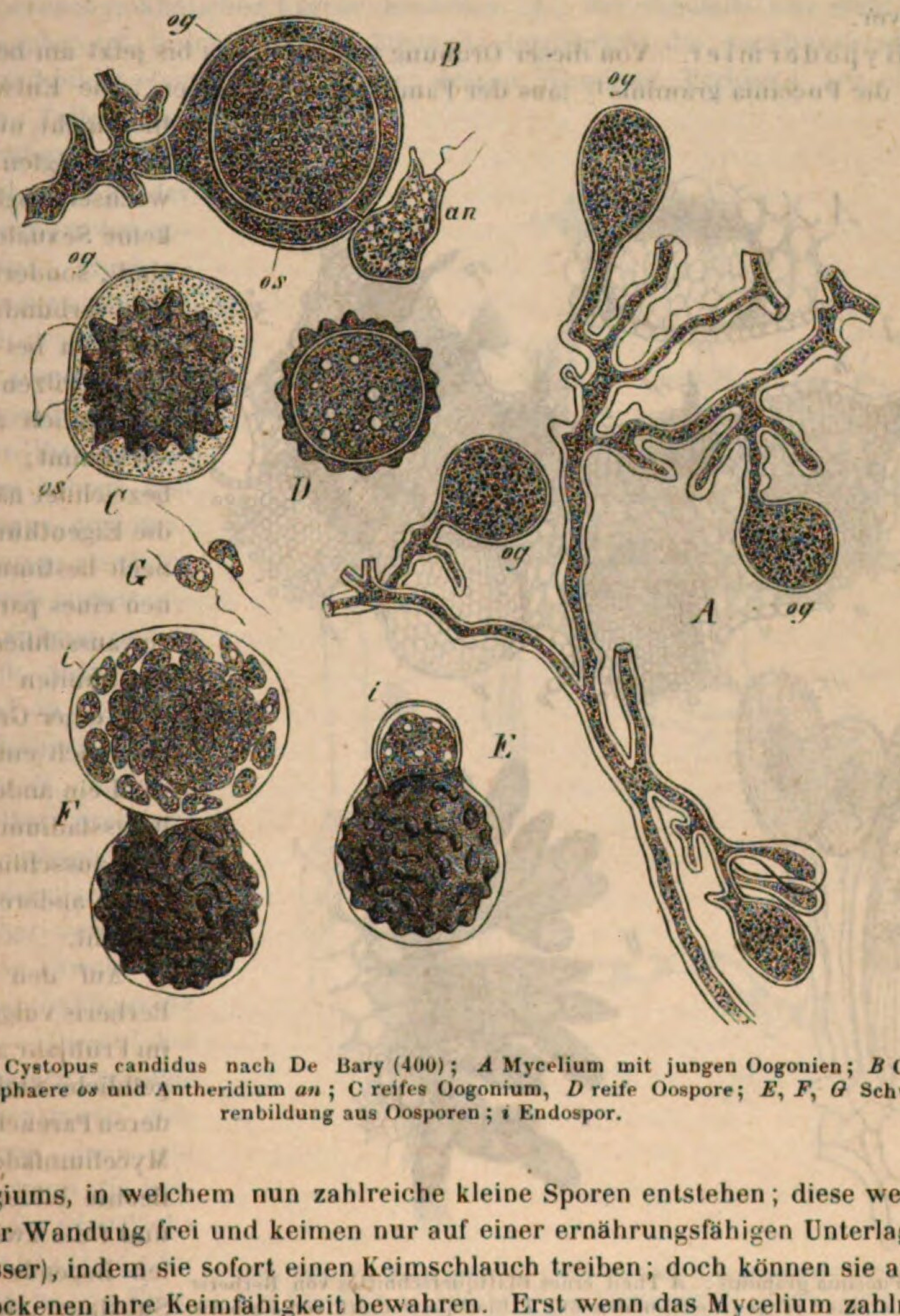


Fig. 160. Cystopus candidus nach De Bary (400); *A* Mycelium mit jungen Oogonien; *B* Oogonium *og* mit Oosphaere *os* und Antheridium *an*; C reifes Oogonium, *D* reife Oospore; *E*, *F*, *G* Schwärmsporenbildung aus Oosporen; *i* Endospor.

des Sporangiums, in welchem nun zahlreiche kleine Sporen entstehen; diese werden durch Zerfallen der Wandung frei und keimen nur auf einer ernährungsfähigen Unterlage (nicht in reinem Wasser), indem sie sofort einen Keimschlauch treiben; doch können sie auch Monate lang im Trockenen ihre Keimfähigkeit bewahren. Erst wenn das Mycelium zahlreiche Sporangienträger erzeugt hat, beginnt unterhalb des von ihm gebildeten weissen, filzigen Geflechtes die Entstehung der Zygosporen; wo sich zwei der derben Myceliumschläuche berühren, da treibt jeder eine Aussackung, die sich der des anderen dicht anlegt. Beide wachsen so zu beträchtlicher Grösse, Keulenform annehmend, heran; dann tritt in jedem eine Querwand auf; durch welche das dicke Ende als Copulationszelle abgeschnitten wird; die eine der beiden sich breit berührenden Copulationszellen ist kleiner als die andere; dann wird die sie trennende Wand aufgelöst, die beiden Zellen verwachsen in eine einzige Zelle (Zygospore), die sich noch vergrössert (bis $^1/_5$ Mill.) und die Form einer an den beiden Traggellen abgeplatteten Kugel annimmt, deren Episporium dunkelblauschwarz und dick ist. Die Zygosporenbildung findet im Mai, Juni, Juli auf Kirschen und Beeren statt und nimmt

vierundzwanzig Stunden in Anspruch. Die Keimung der Zygosporen ist bei einer anderen Art Mucor Syzygites (der fleischige Schwämme bewohnt) beobachtet, wo sie einen Keimschlauch bilden, auf welchem sich ein Fruchtträger mit ungeschlechtlichen Sporen entwickelt; diese ihrerseits erzeugen ein Mycelium, welches zuerst Zygosporen und dann wieder ungeschlechtliche Sporen bildet. Es findet also ein Generationswechsel statt. — Andere Mucorarten, wie M. Mucedo, bringen neben den kugeligen Sporenbehältern auch noch Conidien hervor.

II. Hypodermier. Von dieser Ordnung wähle ich das bis jetzt am besten bekannte Beispiel, die Puccinia graminis[1]) (aus der Familie der Uredineen); die Entwickelung zeigt hier nicht nur einen scharf ausgeprägten Generationswechsel (obgleich hier noch keine Sexualorgane bekannt sind), sondern auch die damit verbundene Heterőcie, die auch bei manchen anderen Pilzen, aber kaum so deutlich ausgesprochen, vorkommt; als Heterőcie bezeichnet nämlich De Bary die Eigenthümlichkeit, wonach bestimmte Generationen eines parasitischen Pilzes ausschliesslich auf einer bestimmten Nährpflanze oder einer Gruppe von solchen sich entwickeln, während ein anderes Entwickelungsstadium derselben Species ausschliesslich nur auf einer anderen Nährpflanze gedeiht.

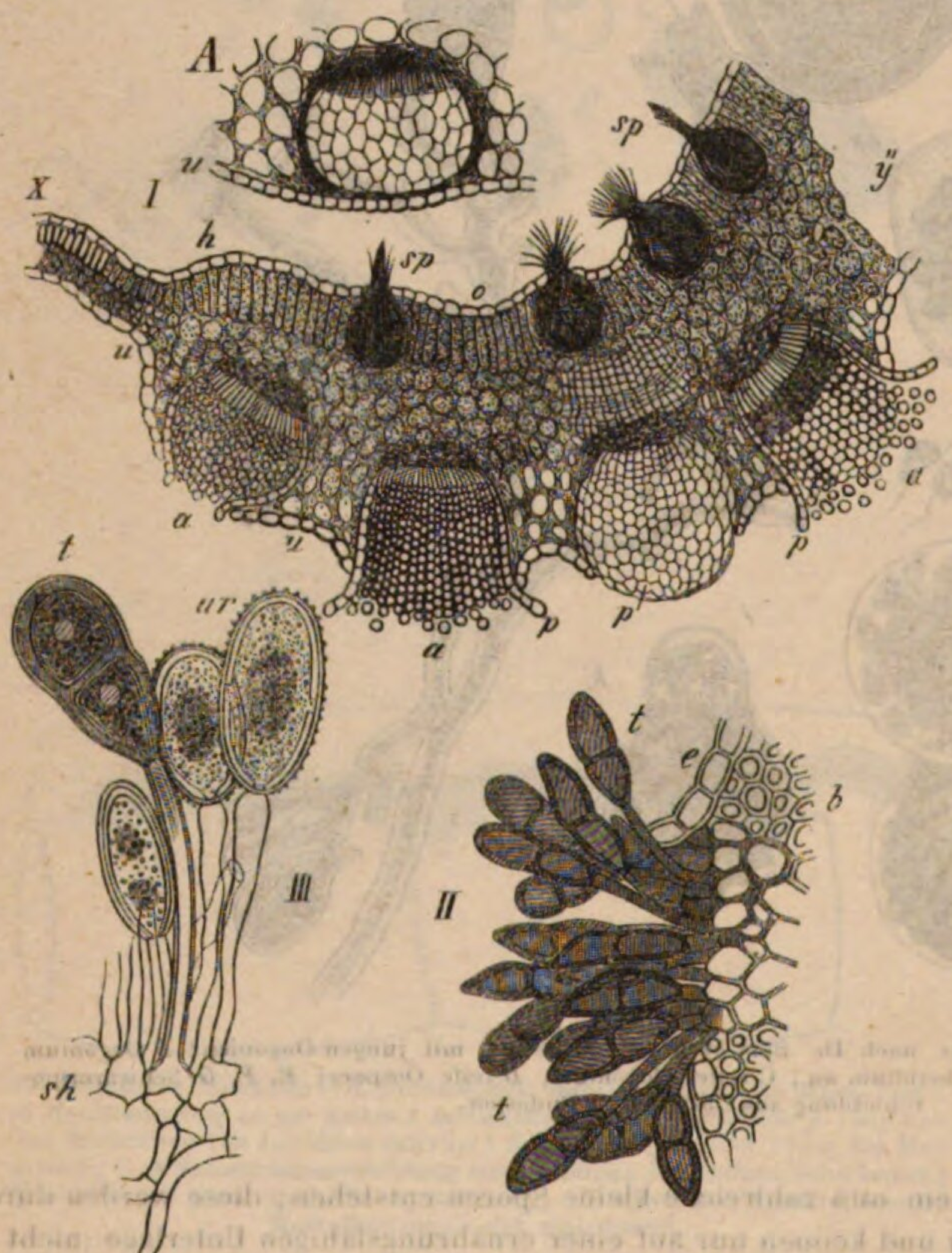


Fig. 161. Puccinia graminis: *A* Theil eines Blattquerschnittes von Berberis vulgaris mit einer jungen Aecidiumfrucht; *I* Blattquerschnitt von Berberis mit Spermogonien *sp* und Aecidiumfrüchten *a*; *p* deren Peridien; zwischen *u* und *y* ist das Blatt monströs verdickt, bei *x* seine natürliche Dicke; *II* ein Teleutosporenlager auf einem Queckenblatt, *e* dessen zerrissene Epidermis, *b* dessen subepidermale Fasern; *t* Teleutosporen; *III* Theil eines Uredosporenlagers mit Uredosporen *ur* und einer Teleutospore *t*; *sh* subhymeniale Hyphen. (*A* und *I* nach der Natur, *II*, *III* nach De Bary).

Auf den Blättern von Berberis vulgaris findet man im Frühjahr angeschwollene gelbliche Stellen, zwischen deren Parenchymzellen feine Myceliumfäden dichte Geflechte bilden (Fig. 161 *A* und *I* die zwischen den Zellen liegende hier punctirte Substanz); in diesen angeschwollenen Stellen finden sich zweierlei Fructificationen, die Spermogonien, welche etwas früher auftreten, und die Aecidien. Die Spermogonien (*I*, *sp*) sind urnenförmige Behälter von einer Hyphenschicht als Hülle umschlossen; haarähnliche Fäden, welche die Höhlung auskleiden, ragen aus der Oeffnung der Spermogonien, die Epidermis des Blattes durchbrechend, pinselähnlich hervor; der Grund

1) De Bary in Monatsber. der königl. Akad. der Wiss. in Berlin 1865; 12. Januar.

der Spermogonien ist mit kurzen Hyphenzweigen bedeckt, deren Enden zahlreiche, sehr kleine, sporenähnliche Körnchen, die Spermatien, abschnüren. Die zweite Fruchtform ist viel grösser und wurde früher für eine eigene Pilzgattung, Aecidium, gehalten, deren Name jetzt aber zur Bezeichnung einer bestimmten Fruchtform im Entwickelungskreise der Puccinia verwendet wird; diese Aecidiumfrüchte, welche demselben Mycelium wie die Spermogonien entstammen, sind anfangs unter der Epidermis des Blattes gelegen, wo sie einen knolligen, parenchymähnlichen Körper darstellen (*A*), der ebenfalls von einer Hülle feiner Hyphen umgeben ist. Im entwickelten Zustande durchbricht die Aecidiumfrucht die Blattepidermis und bildet einen offenen Becher, dessen Wandung (Peridie *p*) aus einer Schicht hexagonaler Zellen besteht, die reihenweise geordnet sind und an der Basis des Bechers von basidienartigen Hyphenzweigen erzeugt werden. Der Grund des Bechers wird von einem Hymenium eingenommen, dessen Hyphen ihre Spitzen nach aussen kehren und beständig neue conidienartige Sporen abschnüren, die durch gegenseitigen Druck anfangs polyëdrisch, sich später abrunden und an der Oeffnung des Bechers auseinanderfallen (*I*, *a*); die Peridie selbst erscheint als eine peripherische Schicht derartiger Sporen, die aber verbunden bleiben; sie sowohl wie die Sporen enthalten rothe Körnchen. — Die auf den Berberisblättern erzeugten Aecidiensporen entwickeln nur dann ein Mycelium, wenn die Keimung auf der Oberfläche eines Grasblattes oder Stengels (z. B. von Triticum, Secale) stattfindet. In diesem Falle dringen die Keimschläuche durch die Poren der Spaltöffnungen ein und das im Parenchym der Graspflanze erzeugte Mycelium erzeugt binnen 6 – 10 Tagen eine neue Fruchtform, die früher ebenfalls für eine eigene Pilzgattung gehalten und Uredo genannt wurde. Diese Uredofrüchte der Puccinia graminis bilden schmale, lange, rothe Wülste unter der Epidermis der Blätter und Stengel der Gräser; auf dem Mycelium erheben sich dicht gedrängte Hymenialzweige senkrecht gegen die Epidermis und erzeugen durch Abgliederung grosse, ellipsoidische Sporen (Uredosporen), deren Protoplasma rothe Körnchen enthält (*III*, *ur* Fig. 161). Diese Uredosporen

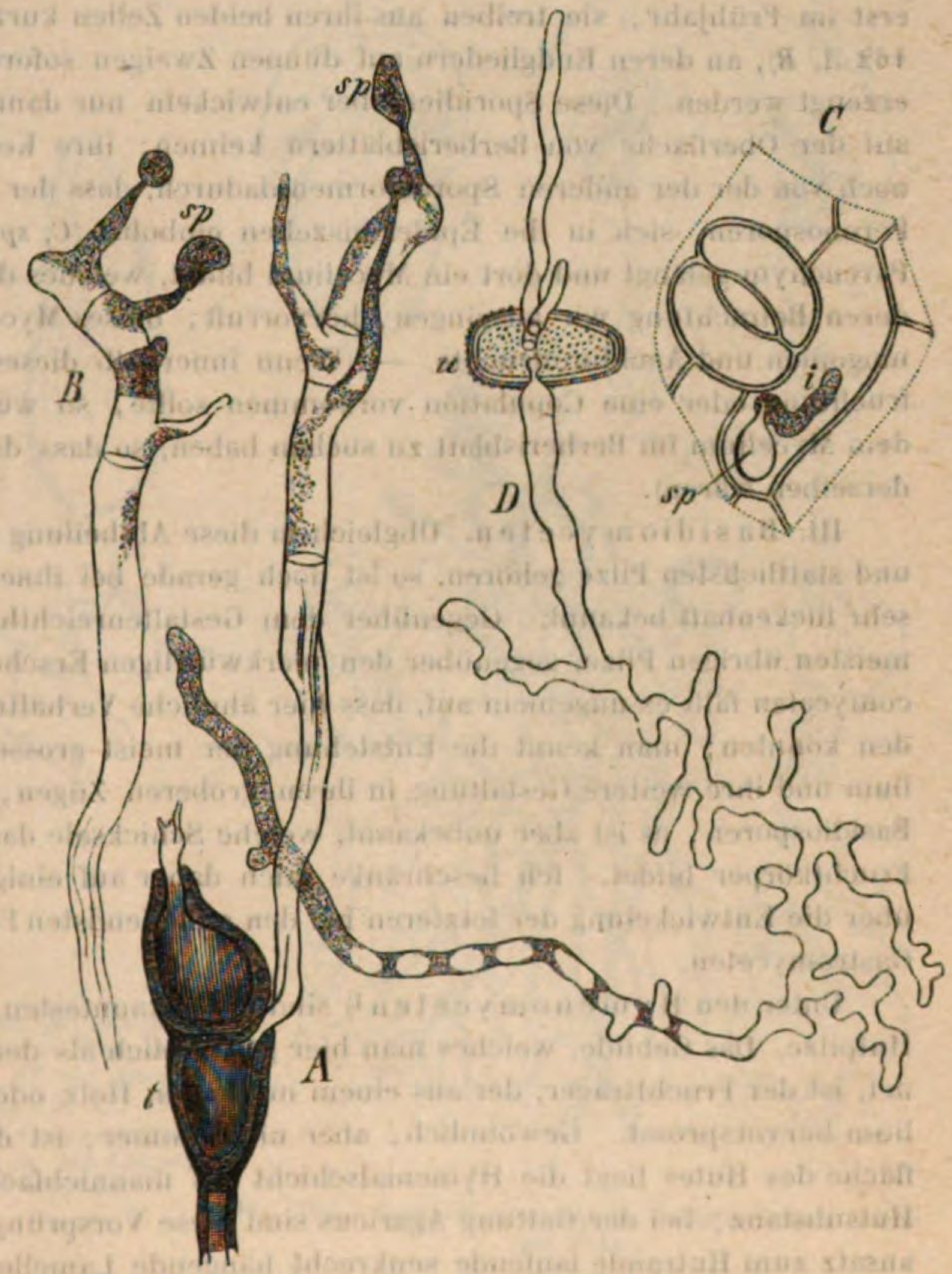


Fig. 162. Puccinia graminis: *A* keimende Teleutospore *t*, deren Promycelium die Sporidien *sp* bildet; *B* ein Promycelium; (nach Tulasne); *C* ein Stück Epidermis der unteren Blattfläche von Berberis vulgaris mit einer keimenden Sporidie *sp*, *i* der eingedrungene Schlauch derselben; *D* eine keimende Uredospore 14 Stunden nach der Aussaat (nach De Bary l. c.).

werden nach Zerreissung der Epidermis ausgestreut und keimen nach einigen Stunden auf der Oberfläche von Gräsern (Fig. 162 *D*); nur in diesen bilden sie neue Mycelien, aus denen in 6—10 Tagen wieder Uredofrüchte entstehen; auch die Sporen entsenden ihre Keimschläuche durch die Spaltöffnungen in's Innere. Während auf diese Weise der Pilz in seiner Uredoform während des Sommers auf Graspflanzen sich in vielen Generationen vermehrt, beginnt in den älteren Uredofrüchten die Bildung einer neuen Sporenform; es werden neben den rundlichen Uredosporen auch lange, zweizellige, dunkelwandige Sporen, die Teleutosporen erzeugt (*III, t*); später hört in den Uredofrüchten die Bildung der Uredosporen ganz auf, es werden nur noch Teleutosporen gebildet (*II*) und damit schliesst die Vegetationsperiode. Die Teleutosporen überdauern an den Grashalmen den Winter und keimen erst im Frühjahr; sie treiben aus ihren beiden Zellen kurze, septirte Keimschläuche (Fig. 162 *A, B*), an deren Endgliedern auf dünnen Zweigen sofort kleine Sporen, die Sporidien, erzeugt werden. Diese Sporidien aber entwickeln nur dann ein neues Mycelium, wenn sie auf der Oberfläche von Berberisblättern keimen; ihre Keimung unterscheidet sich aber noch von der der anderen Sporenformen dadurch, dass der Schlauch, ähnlich wie bei den Peronosporen, sich in die Epidermiszellen einbohrt (*C, sp* und *i*), diese durchsetzend in's Parenchym gelangt und dort ein Mycelium bildet, welches die Intumescenz des Blattes, von deren Betrachtung wir ausgingen, hervorruft; dieses Mycelium erzeugt nun wieder Spermogonien und Aecidiumfrüchte. — (Wenn innerhalb dieses Generationswechsels eine Befruchtung oder eine Copulation vorkommen sollte, so würde man sie wahrscheinlich an dem Mycelium im Berberisblatt zu suchen haben, so dass die Aecidiumfrüchte das Resultat derselben wären).

III. Basidiomyceten. Obgleich in diese Abtheilung gerade die grössten, schönsten und stattlichsten Pilze gehören, so ist doch gerade bei ihnen der Entwickelungsgang noch sehr lückenhaft bekannt. Gegenüber dem Gestaltenreichthum im Generationswechsel der meisten übrigen Pilze, gegenüber den merkwürdigen Erscheinungen am Mycelium der Ascomyceten fällt es ungemein auf, dass hier ähnliche Verhältnisse noch nicht constatirt werden konnten; man kennt die Entstehung der meist grossen Fruchtkörper aus dem Mycelium und ihre weitere Gestaltung in ihren gröberen Zügen, man kennt die Keimung ihrer Basidiosporen; es ist aber unbekannt, welche Schicksale das Mycelium treffen, bevor es die Fruchtkörper bildet. Ich beschränke mich daher auf einige morphologische Andeutungen über die Entwickelung der letzteren bei den auffallendsten Formen der Hymenomyceten und Gastromyceten.

Unter den Hymenomyceten[1]) sind die bekanntesten und häufigsten die sogenannten Hutpilze. Das Gebilde, welches man hier gewöhnlich als den Pilz oder Schwamm bezeichnet, ist der Fruchtträger, der aus einem im Boden, Holz oder sonstwie vegetirenden Mycelium hervorsprosst. Gewöhnlich, aber nicht immer, ist der Hut gestielt; auf der Unterfläche des Hutes liegt die Hymenialschicht auf mannichfach gestalteten Vorsprüngen der Hutsubstanz; bei der Gattung Agaricus sind diese Vorsprünge zahlreiche radial vom Stielansatz zum Hutrande laufende senkrecht hängende Lamellen, bei Cyclomyces bilden derartige Lamellen concentrische Kreise, bei Polyporus, Daedalea sind sie netzartig unter einander verbunden, bei Boletus bilden sie dicht gedrängte senkrecht stehende Röhren, die bei Fistulina einzeln stehen; bei Hydnum ist die Unterseite des Hutes mit herabhängenden weichen Stacheln, wie mit Eiszapfen, besetzt, deren Oberfläche das Hymenium trägt u. s. w. — In vielen Fällen ist der Fruchtkörper nackt, in anderen ist die Unterseite des Hutes mit einer später zerreissenden Haut überspannt (Velum partiale), oder Hut und Stiel sind in eine solche eingehüllt (Velum universale), oder endlich bei wenigen Arten (Amanita) ist beides vorhanden. Diese Schleierbildungen hängen mit dem Gesammtwachsthum des ganzen Fruchtkörpers zusammen; die nackten Hüte sind ihrer Entstehung nach gymnocarp,

1) Ueber die zweifelhaften, nicht auf Basidien erzeugten Sporenformen bei einigen Hymenomyceten siehe De Bary, Morphol. und Physiol. d. Pilze p. 190.

die beschleierten machen den Uebergang zu den angiocarpen Fruchtkörpern der Gastromyceten[1]). — Agaricus variecolor (Fig. 163) ist gewissermassen eine Mittelbildung zwischen nacktem und mit Velum universale versehenem Hut. Der Fruchtkörper entsteht hier als ein schlanker Kegel auf dem Mycelium (a u. b), der aus parallelen am Gipfel fortwachsenden Hyphen besteht (c); schon frühzeitig ist eine äussere Hyphenschicht vorhanden, die den ganzen Körper als lockere Hülle umgiebt; später hört das Spitzenwachsthum auf; die Hyphenzweige des Pilzes wenden sich unterhalb des Gipfels auswärts (*II, III*) und bilden so

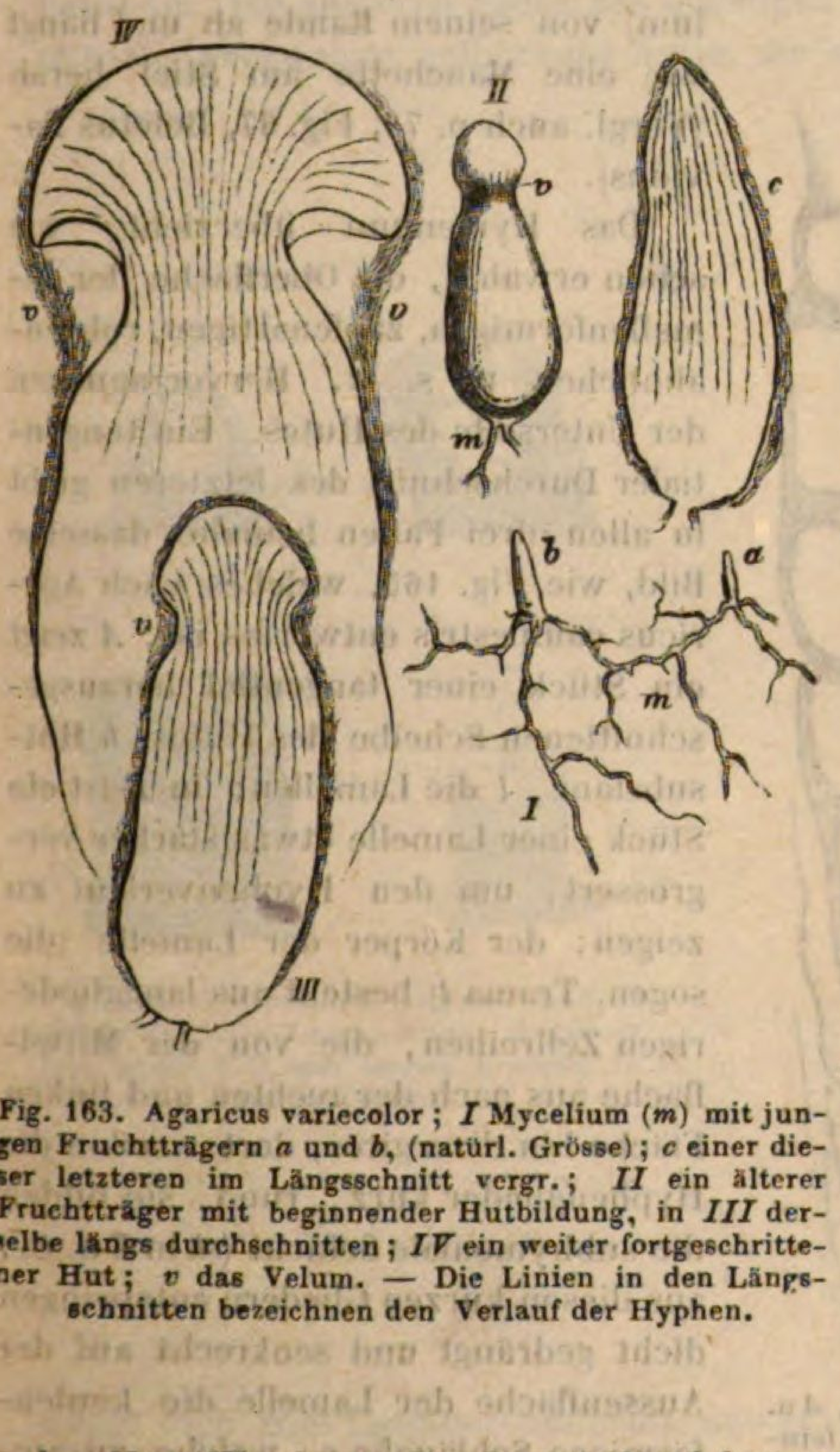


Fig. 163. Agaricus variecolor; *I* Mycelium (*m*) mit jungen Fruchtträgern *a* und *b*, (natürl. Grösse); *c* einer dieser letzteren im Längsschnitt vergr.; *II* ein älterer Fruchtträger mit beginnender Hutbildung, in *III* derselbe längs durchschnitten; *IV* ein weiter fortgeschrittener Hut; *v* das Velum. — Die Linien in den Längsschnitten bezeichnen den Verlauf der Hyphen.

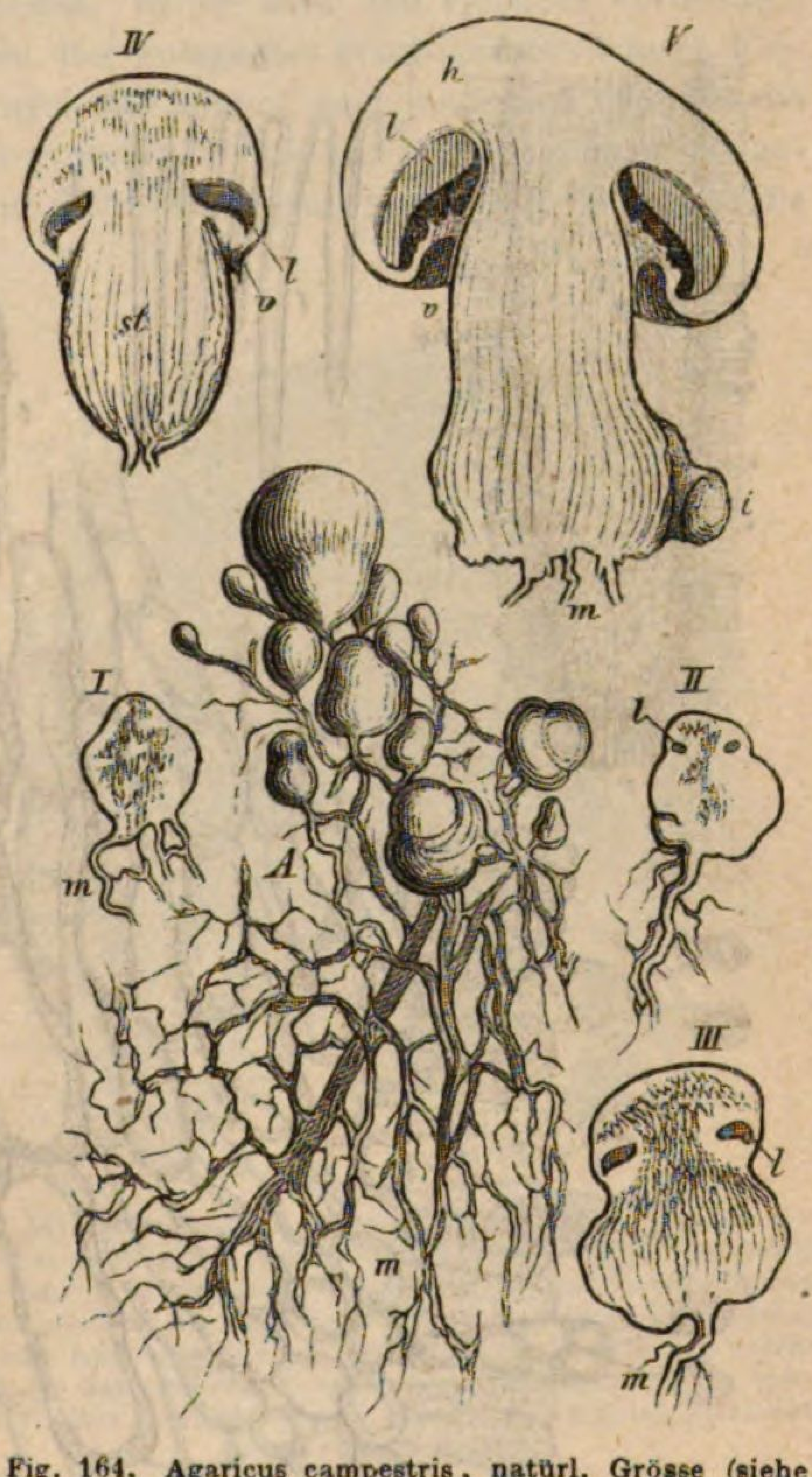


Fig. 164. Agaricus campestris, natürl. Grösse (siehe den Text).

den Hut (*IV*), dessen Rand centrifugal fortwächst; auf seiner Unterfläche treten die Lamellen hervor; indem der Hutrand sich vom Stiele entfernt, wird die lockere peripherische Hyphenschicht hier ausgespannt (*v* in *IV*) und bildet ein rudimentäres Velum universale — Ein Beispiel für die Entstehung eines gestielten Hutes mit Velum partiale bietet der bekannte Champignon (Agaricus campestris). Fig. 164 zeigt in *A* ein kleines Stück des sehr ausgebreiteten, netzartig anastomosirenden Myceliums (*m*), aus welchem zahlreiche Fruchtkörper hervorsprossen; diese sind anfangs birnförmige solide Körper (*I*), aus gleichartigen jungen Hyphen zusammengesetzt; schon früh weicht das Hyphengewebe unter dem Gipfel eine ringförmige Luftlücke bildend (*II, l*) auseinander; mit dem Wachsthum des ganzen Körpers vergrössert sich auch diese Lücke, deren obere Wand die Unterseite des Hutes darstellt,

1) Ausführlicheres über diese Verhältnisse bei De Bary: Morphol. u. Physiol. d. Pilze p. 16.

aus welcher die radialen Hymeniumlamellen abwärts hervorwachsen (*III*, *l*) und die Luftlücke ausfüllen. Von der Basis des Strunkes laufen die Hyphen zum Hutrande, die äussere Wand der Luftlücke bildend; das im Centrum der letzteren liegende Gewebe verlängert sich zum Stiel (*st IV*), während der Hutrand sich immer weiter von diesem entfernt, dadurch werden die unter der die Lamellen enthaltenden Luftlücke liegenden Hyphen ausgedehnt, sie trennen sich von unten aufwärts vom Stiel und bilden nun eine Haut (*V*, *v*), welche vom oberen Theile des Stiels unter den Lamellen hin zum Hutrande verläuft, in welchen hinein ihre Hyphen sich fortsetzen. Wenn endlich durch Streckung des Gewebes der Hut sich horizontal ausbreitet, so reisst die Haut (das Velum) von seinem Rande ab und hängt wie eine Manchette am Stiel herab (Vergl. auch p. 78, Fig. 67, Boletus flavidus).

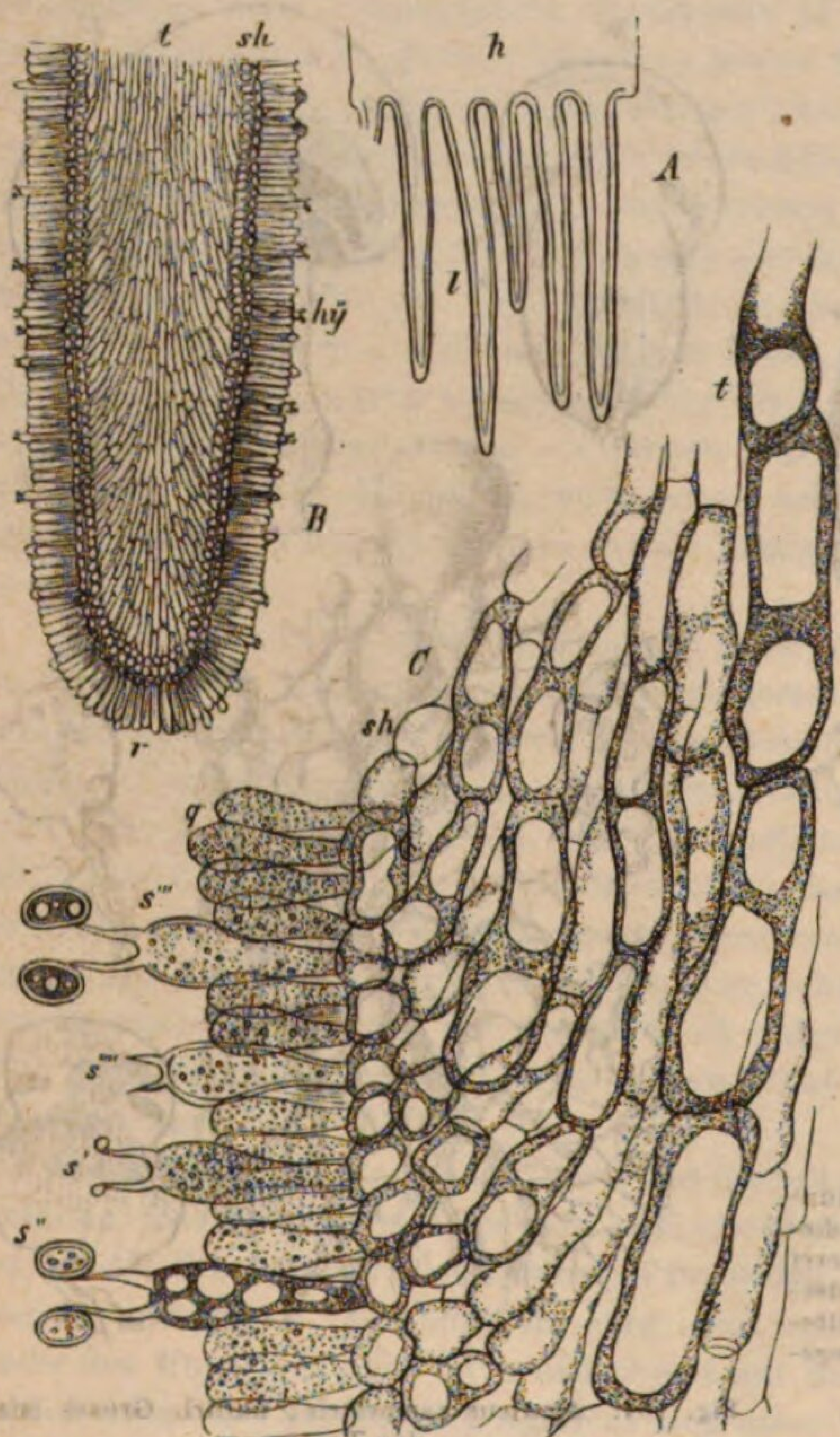


Fig. 165. Agaricus campestris, Bildung des Hymeniums, *A* u. *B* schwach vergr. *C* ein Theil von *B* 550mal vergr. die feinpunctirte Substanz ist Protoplasma.

Das Hymenium überzieht, wie schon erwähnt, die Oberfläche der lamellenförmigen, zapfenartigen, röhrenähnlichen u. s. w. Hervorragungen der Unterseite des Hutes. Ein tangentialer Durchschnitt des letzteren giebt in allen drei Fällen beinahe dasselbe Bild, wie Fig. 165, welches nach Agaricus campestris entworfen ist; *A* zeigt ein Stück einer tangential herausgeschnittenen Scheibe des Hutes, *h* Hutsubstanz, *l* die Lamellen; in *B* ist ein Stück einer Lamelle etwas stärker vergrössert, um den Hyphenverlauf zu zeigen; der Körper der Lamelle (die sogen. Trama *t*) besteht aus langgliederigen Zellreihen, die von der Mittelfläche aus nach der rechten und linken Fläche hin divergiren, dort werden die Hyphenglieder kurz, rund, sie bilden die subhymeniale Schicht (*sh* in *B* u. *C*); aus diesen kurzen Gliedern entspringen dicht gedrängt und senkrecht auf der Aussenfläche der Lamelle die keulenförmigen Schläuche *q*, welche zusammen die Hymenialschicht darstellen (*hy* in *B*). Viele dieser Schläuche bleiben steril und werden Paraphysen genannt, andere bilden die Sporen, es sind die Basidien. Jedes Basidium erzeugt hier nur zwei, bei anderen Hymenomyceten meist vier Sporen. Das Basidium treibt zunächst eben so viele dünne Zweige (*s'*), als Sporen entstehen sollen; jeder dieser Zweige schwillt am Ende an, diese Anschwellung vergrössert sich und wird zur Spore (*s''*, *s'''*), welche abfallend den Stiel, auf dem sie sass, zurücklässt (*s''''*).

Ueber die Gewebebildung dieser Gruppe will ich nur noch die eine Bemerkung beifügen, dass im Fruchtkörper mancher Agaricinen (Lactarius), einzelne, vielverzweigte Hyphen sich in Milchsaftgefässe umbilden, aus denen bei Verletzung grosse Massen von Milchsaft ausfliessen.

Die Gastromyceten stimmen in der Sporenbildung mit den vorigen überein (oft

werden acht Sporen auf einem Basidium erzeugt), ihre Fruchtkörper sind aber sämmtlich angiocarp, die Hymenien werden im Inneren der anfangs meist kugeligen oder doch äusserlich nicht gegliederten Fruchtkörper gebildet; durch merkwürdige Differenzirungen der Gewebeschichten und Wachsthum gewisser Hyphencomplexe aber, oder durch blosses Aufspringen der äussern Schicht (Peridie) werden die Sporen ausgestreut. Das Wesen dieser Vorgänge, die in ihrer äusseren Erscheinung ungemein mannigfaltig sind, wird durch zwei Beispiele begreiflich werden. Von den zierlichen Nidularieen wähle ich das erste Beispiel, Crucibulum vulgare[1]). Das Mycelium bildet einen kleinen weissen Flocken verzweigter Hyphen, die oberflächlich auf Holz hinkriechen. In der Mitte des Flockens verflechten sie sich zu einem rundlichen, dichten Knötchen, der Anlage des Fruchtkörpers; durch Einschiebung neuer Hyphenzweige wächst die Kugel und nimmt nach und nach cylindrische Form an. Die äusseren Fäden des kugeligen Convoluts bilden schon frühzeitig auswärts gerichtete, verzweigte, gelbbraune Aeste, die eine dichte Behaarung darstellen. Während die



Fig. 166. Crucibulum vulgare, *A*, *B*, *C* wenig vergr. im Längsschnitt, *D* ganzer fast reifer Pilz von aussen gesehen in natürl. Grösse.

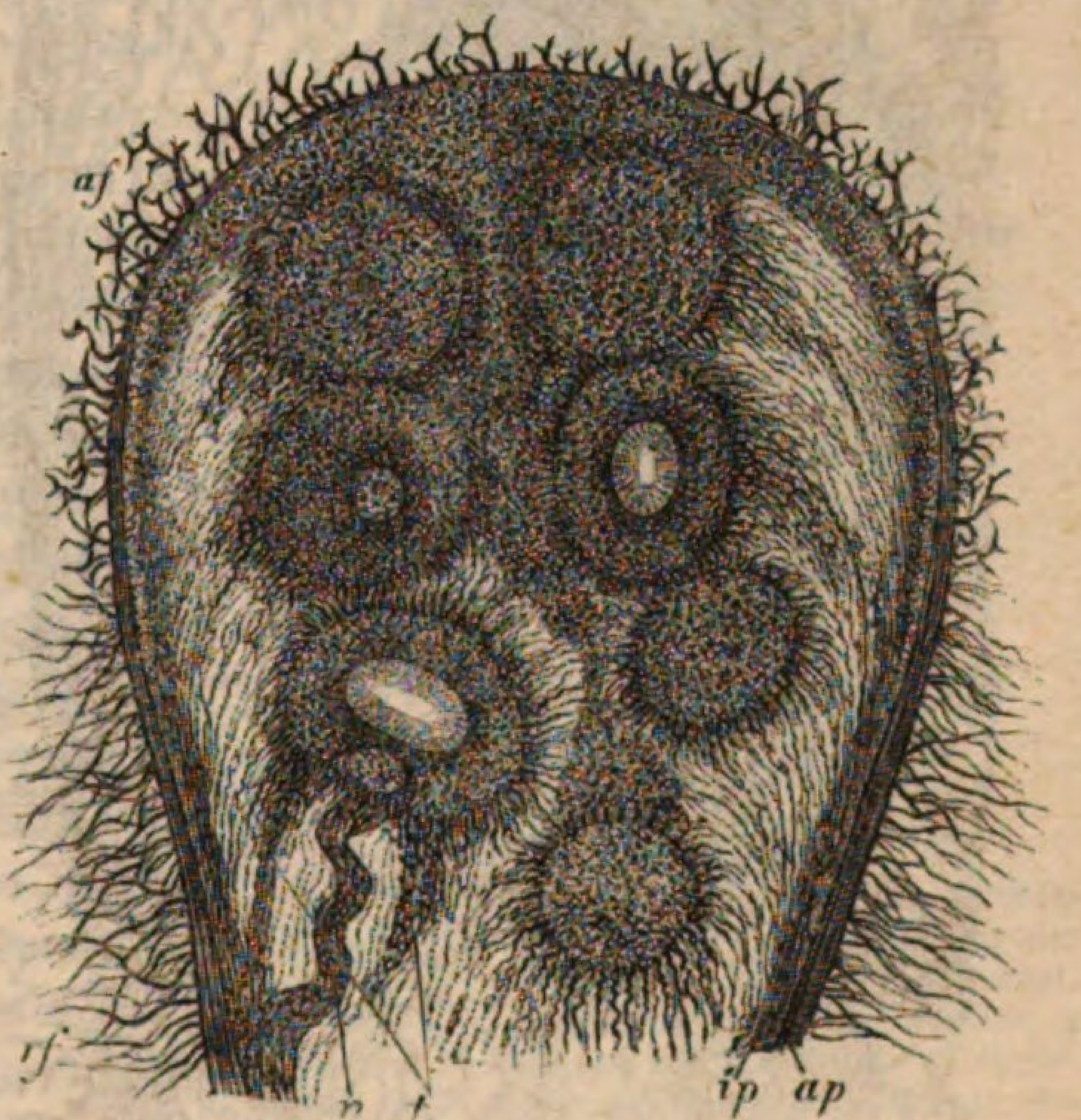


Fig. 167. Crucibulum vulgare. Oberer Theil des Längsschnitts durch einen jungen Fruchtkörper; vergr. Entspricht ungefähr *B* in Fig. 166. Der Schnitt ist im durchfallenden Licht gesehen, die dunkelen Partieen im Innern sind solche, wo sich Luft zwischen den Hyphen befindet, in den hellen Partieen hat sich zwischen den Hyphen durchsichtige, luftfreie Gallert gebildet. Was in dieser Figur hell ist, erscheint in der vorigen dunkel.

Kugel sich zum Cylinder umformt, entsprossen ihr zahlreiche braune, auswärts gerichtete Fäden (*rf*), die eine festgeflochtene Schicht, die äussere Peridie und ausserhalb derselben eine dichte Masse radialer Haare bilden. Während sich die Zellwände dieser Theile dunkel färben, bleibt das innere Gewebe farblos (*A*), sein Scheitel verbreitert sich, die Haare treten hier auseinander, die äussere Peridie hört an der Scheitelfläche auf (Fig. 167 *ap*). Unterdessen beginnt im Inneren des Pilzes die Differenzirung des Gewebes; anfangs ist dieses aus dicht verflochtenen, vielverzweigten Hyphen gebildet, zwischen denen sich viel Luft vorfindet, wodurch das Ganze weiss erscheint. Die Differenzirung des Inneren besteht nun darin, dass gewisse Portionen des lufthaltigen Geflechtes verschleimen und luftfrei werden; zwischen den Fäden entsteht eine hygroskopische, durchsichtige Gallert, während an andern Stellen keine solche gebildet wird. Zunächst beginnt die Verschleimung unter der Ober-

1) Vergl. J. Sachs in Botan. Zeitg. 1855.

fläche des weissen Kerns (Fig. 166 *A*), wodurch die äussere Schicht desselben zur inneren Peridie sich umbildet, sie ist ein farbloser, aus der dunkelen, äusseren Peridie hervorragender Sack, vorzugsweise von longitudinal aufwärtslaufenden Hyphenzweigen zusammengesetzt (Fig. 167 und Fig. 168 *ip*); während diese Differenzirung von unten nach oben fortschreitet, bilden sich in einer tiefer nach innen liegenden Schicht des weissen lufthaltigen Kerns an einzelnen Puncten kleine verschleimte Areolen, von unten nach oben fortschreitend, wie alle folgenden Differenzirungen (Fig. 166 *B* und Fig. 167). Zugleich schreitet die Verschleimung von der inneren Peridie her nach innen vor und lässt um jede der zuletzt erwähnten Schleimstellen einen Hof von lufthaltigem Gewebe übrig (Fig. 167); jeder solche Hof bildet sich später durch dichte Verflechtung seiner Hyphenzweige zu einer festen zweischichtigen Hülle aus, in welcher der verschleimte Kern liegt; er mag in Ermangelung eines besseren Wortes als Sporangium bezeichnet werden. Während die Verschleimung das Centrum des Pilzes erreicht, wachsen die Sporangien zu linsenförmigen Körpern heran; schon frühe ist an der unteren äusseren Stelle jedes Sporangiums ein Schleimpunct entstanden, der Nabelfleck des Sporangiums, von ihm aus läuft ein dichter Fadenstrang abwärts zur Peridie (der Nabelstrang *n* in Fig. 167, *ns* in Fig. 168); dieser selbst ist umgeben von einem conischen Beutel, der wie eine Tasche den Strang umgiebt (*t*); die Tasche verschleimt später erst, der Strang läuft oben in die verschleimte Nabelgrube aus, wo er sich in seine hier mehr gelockerten Fäden auflöst. — Das verschleimte Gewebe im Inneren jedes Sporangiums schwindet, der Form des Letzteren entsprechend wird der innere Raum linsenförmig, und aus den inneren Hyphenschichten des Sporangiums entstehen nun die das Hymenium bildenden Zweige nach innen gerichtet. Jedes Sporangium ist also innen mit einer Hymeniumschicht ausgekleidet; sie wird von Paraphysen und Basidien gebildet, welche letzteren je vier Sporen auf kleinen Stielchen bilden. — Mit zunehmender Reife des Pilzes dehnt sich der obere Theil der inneren Peridie als Epiphragma flach aus, zerreisst später und schwindet; so öffnet sich der Pilz zu einem Becher; der die Sporangien umgebende Schleim vertrocknet und jene liegen nun, von ihren Nabelsträngen, die sich befeuchtet in lange Fäden ausziehen lassen, gehalten, frei in dem von der Peridie gebildeten Becher. — Denkt man sich die Sporangien dichter beisammen und zahlreicher, ihre Wände weniger dick, so erhält man die rundlichen, zellenähnlichen Loculamente, wie sie im Fruchtkörper anderer Gastromyceten (Octaviania, Scleroderma u. s. w.) vorkommen.

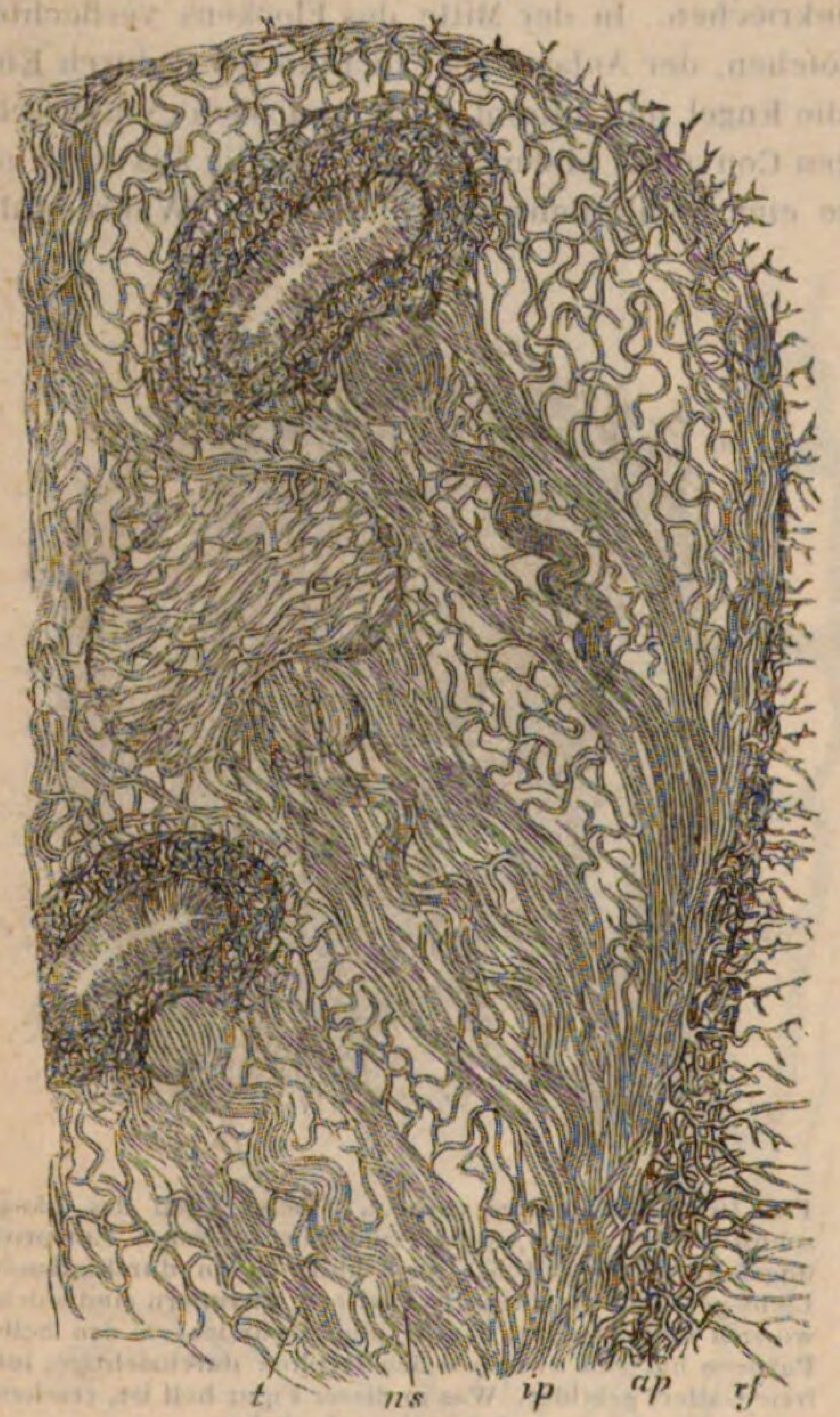


Fig. 168. Crucibulum vulgare; oberer Theil der rechten Seite eines Längsschnitts durch den entwickelten Fruchtkörper, um den Fadenverlauf zu zeigen; die Zahl der Fäden ist, damit die Deutlichkeit nicht gestört werde, geringer, ihre Dicke bedeutender als der Natur entspricht.

Noch auffallender sind die durch innere Differenzirung der Gewebe bewirkten Verände-

rungen bei den Phalloideen, von denen ich nur die Hauptmomente bei Ph. impudicus hervorheben will. Auch hier ist der junge Fruchtkörper, der auf dem dicksträngigen, unterirdisch perennirenden Mycelium entsteht, anfangs ein homogenes Fadenconvolut, in welchem während des Heranwachsens die Differenzirung beginnt und fortschreitet. Hat der Körper die Grösse und Form eines Hühner- oder selbst Gänseeies erreicht, so ergiebt ein Längsschnitt das in Fig. 169 dargestellte Bild. Das Gewebe besteht jetzt aus verschiedenen Portionen, die sich in vier Gruppen eintheilen lassen: 1) Die Peridie; sie ist zusammengesetzt aus der äusseren, festen, dicken, weissen Haut *a*, einer inneren weissen, festen aber dünnen Haut *i*, und einer dicken Schicht verschleimten Hyphengewebes *g* (Gallertschicht). — 2) Der sporenbildende Apparat, die sogen. Gleba *sp*, aussen begrenzt von der inneren Peridie *i*, innen von der festen dicken Hautschicht *t*; von dieser ragen Wände nach aussen, welche unter sich narbenartig verbunden sind und die Gleba in zahlreiche Kammern eintheilen; in diesen Kammern befinden sich die fertilen Hyphenäste, auf deren Basidien vier und mehr Sporen gebildet werden, in grosser Zahl, so dass bei der Reife die schwarzgrüne Gleba fast allein aus Sporen zu bestehen scheint. — 3) Der Stiel oder Träger *st*; er besteht aus lufthaltigem Gewebe, welches zahlreiche enge Kammern bildet, die Kammern sind aber jetzt noch sehr eng; der Stiel ist hohl, d. h. der axile Theil seines Gewebes ist in eine zerfliessende Gallert umgewandelt; der so entstehende Canal ist bei manchen Individuen oben offen, bei anderen durch die innere Peridie geschlossen; 4) der sogen. Napf (Corda) *n*; er bildet eine niedrige breite Säule von festerem Gewebe, dessen äusserer Theil oben in die innere Penidie ausläuft; während er gleichzeitig eine erweichende Schicht zwischen den Stiel und die innere Haut der Gleba (*t*) hinaufschickt; die Basis des Napfes geht continuirlich in die äussere feste Peridie über. — In diesem Zustand erreichen die Sporen ihre Reife; zum Zweck ihrer Aussaat aber beginnt jetzt eine kräftige Ausdehnung des Trägers, *st*; die Peridie reisst am Scheitel, die Gleba löst sich von der inneren Peridie ab, indem diese bei *x* zerreisst und die Haut *t* sich unten ablöst; so wird die Gleba auf dem Gipfel des Trägers *st* hoch über die Peridie emporgehoben, indem der Träger die Höhe von sechs bis zwölf Zoll erreicht; diese Ausdehnung wird durch Erweiterung seiner Kammern erreicht, die dem fertigen Stiel das Aussehen eines grobporösen Schwammes geben; mit seiner Verlängerung nimmt er auch in der Dicke entsprechend zu. Die Sporenmasse der Gleba tropft nun, indem ihre Hyphen zerfliessen, als dicker, zäher Schleim herab, endlich bleibt von der Gleba nur noch die mit wabenähnlichen Wänden besetzte Haut *t* übrig, welche wie eine Manchette von dem Scheitel des Stiels herabhängt und Hut genannt wird. — Die Einzelnheiten dieser Vorgänge lassen nun bei den verschiedenen Arten der Phalloideen die mannigfaltigsten Variationen zu, worüber Corda l. c. und De Bary l. c. p. 84 nachzusehen sind.

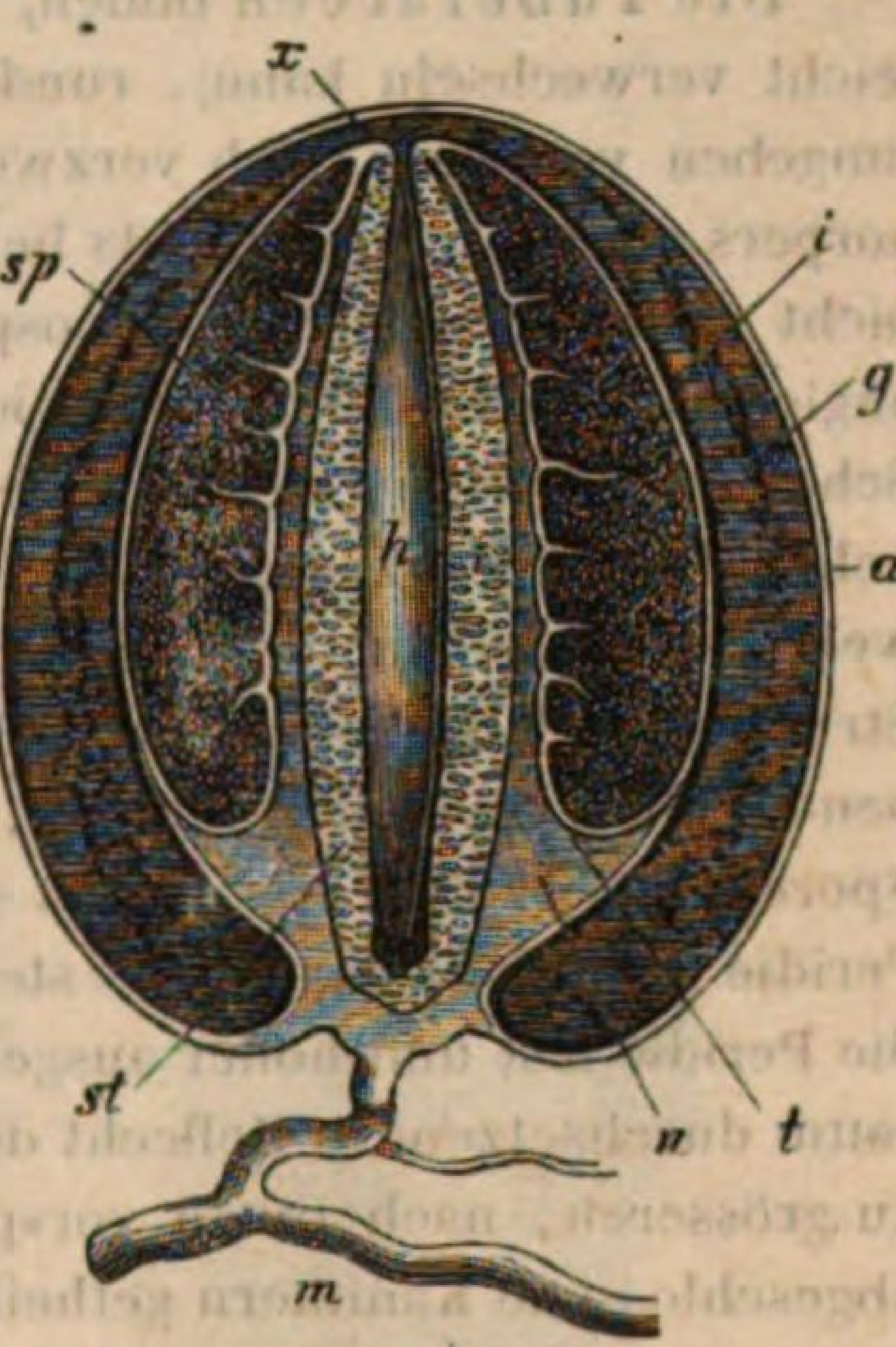


Fig. 169. Phallus impudicus, ein fast reifes Exemplar unmittelbar vor der Streckung des Stieles *st*, im Längsschnitt (1/2 der natürl. Grösse); *a* äussere Schicht der Peridie, *g* Gallert derselben, *i* innere Peridie; *st* der noch nicht gestreckte Stiel oder Träger des Hutes *t*, an welchem die weissen, wabenartig verbundenen Leisten sitzen; *sp* die schwarzgrüne Sporenmasse (Gleba); *h* Höhlung des Stieles, mit wässeriger Gallert erfüllt; *n* der Napf, in welchem die Basis des Stiels nach dessen Streckung stecken bleibt; *x* die Stelle, wo die innere Peridienhaut bei Streckung des Stiels sich ablöst; *m* Myceliumstrang.

IV. Die Ascomyceten sind die formenreichste Ordnung der Pilze; mit einfachen Formen, wie Exoascus beginnend, wo jede Hyphe ihren Ascus bildet, erhebt sie sich zu den aus mächtigen Hyphencomplexen gebildeten Fruchtkörpern der Trüffeln, Morcheln und Sphaeriaceen; deren innere und äussere Gliederung eine so mannigfaltige ist, dass sie eine zusammenfassende Beschreibung nicht erlaubt. Das gemeinsame Merkmal, durch welches

alle diese verschiedenen Formen zusammengehalten werden, ist die ungeschlechtliche Entstehung der Sporen in Schläuchen durch freie Zellbildung. Indessen gehören die Ascosporen nur einer bestimmten Generation im Entwickelungskreis einer Species an, denn in grossen Abtheilungen der Ascomyceten kommen ausser ihnen noch Stylosporen der verschiedensten Art vor. Der Entwickelungsgang zeigt hier überhaupt eine grössere Mannigfaltigkeit innerhalb der einzelnen Species als bei den Hymenomyceten, und in einzelnen Fällen ist bereits ein bestimmt ausgesprochener Generationswechsel erkannt, insofern die Fruchtkörper, in denen die Ascosporen erzeugt werden, ihre Entstehung einem Copulations- oder Sexualact verdanken, der am Mycelium stattfindet (Erysiphe, Peziza, Ascobolus). — Des Raumes wegen beschränke ich mich auch hier darauf, nur von einigen Familien der Ordnung Beispiele näher zu besprechen.

Die Tuberaceen bilden, wie die meisten Gastromyceten (mit denen sie der Anfänger leicht verwechseln kann), rundliche, knollige, meist unterirdisch wachsende Körper, oft umgeben von dem reich verzweigten Mycelium. Ueber die erste Entstehung des Fruchtkörpers aus diesem ist nichts bekannt, die Entwickelung des Myceliums aus der Spore noch nicht verfolgt; andere als Ascosporen sind nicht aufgefunden. Der Fruchtkörper ist immer angiocarp. Er besteht im entwickelten Zustand aus einer äusseren, mehr oder minder dicken Schale, der Peridie, welche meist eine innere und eine äussere Schicht, letztere oft mit zierlichen Protuberanzen besetzt, erkennen lässt, und einem davon umgebenen Hyphengewebe, in welchem die Asci als Zweige der Hyphen gebildet werden. — Eine sehr einfache Structur zeigt Hydnobolites; der Fruchtkörper besteht hier aus einem von dicht verflochtenen Hyphen gebildeten Gewebe, dem allenthalben zahlreiche, den Hyphenästen aufsitzende Sporenmutterzellen eingelagert sind; nur die oberflächlichste Gewebeschicht stellt eine Art Peridie dar, einen zarten aus sterilen Hyphen bestehenden Flaum[1]). Bei Elaphomyces, wo die Peridie fest und höher ausgebildet ist, entspringt von dieser allenthalben ein den Innenraum durchsetzendes Geflecht dünner langgliederiger Hyphen; hier und da sind diese, wohl zu grösseren, nach innen vorspringenden Platten und Strängen dichter vereinigt, eine in abgeschlossene Kammern getheilte Gleba ist jedoch nicht vorhanden; die Lücken des dünnfädigen Geflechts sind überall locker ausgefüllt von dem fruchttragenden Gewebe, Hyphen, die 2—3 mal dicker und kurzgliederig, vielfach gekrümmt und zu Knäueln verflochten sind und an ihren Zweigenden die Asci tragen. Mit der Reife wird das ganze fruchttragende Gewebe gallertartig aufgelockert, und verschwindet, das dünnfädige Geflecht bleibt als zartes Capillitium zwischen dem lockeren Sporenpulver zurück. — Bei einer anderen Gruppe unterscheidet man im Inneren eine sterile Grundmasse und zahlreiche dieser eingebettete Gruppen oder Nester fruchttragenden Gewebes, welchem die von den Zweigenden entspringenden Asci zahlreich und ordnungslos eingebettet sind. Bei Balsamia ist eine dicke Peridie vorhanden, der Innenraum in viele eng gewundene luftführende Kammern getheilt, mittels dicker Gewebeplatten, welche von der Peridie entspringen, gleich den Kammerwänden der Hymenogastren (unter den Gastromyceten). Hier schliesst sich auch die Gattung Tuber an; die mit dem dicken Hymenium ausgekleideten Kammern sind aber sehr eng, vielfach gewunden und verzweigt. Der Durchschnitt einer Trüffel zeigt eine dunkle Grundmasse (das fertile Gewebe), in welcher zweierlei verzweigte Adern verlaufen; dunkle, welche keine Luft enthalten, von den Hauptstämmen der fruchtbaren Hyphe gebildet, sie entspringen von der Innenfläche der Peridie, und weisse, luftführende Adern, welche bis an die Aussenfläche der Peridie vortreten; das sind die erwähnten Kammern, in welche schon frühzeitig Hyphen des angrenzenden Gewebes hineinwachsen; sie werden dadurch mit einem, in den Zwischenräumen der Hyphen luftführenden Gewebe erfüllt und erscheinen desshalb weiss. Die Peridie der Trüffeln stellt eine mächtige, aus Pseudoparenchym bestehende Schale dar, deren äusserste Zellwände meist braun bis schwarz gefärbt sind. — Die Asci der Tuberaceen sind kugelig und die mit Stacheln oder wabenähnlichen Vorsprün-

1) Diess und das Folgende nach de Bary: Morphol. u. Physiol. der Pilze. p. 91.

gen des Exospors versehenen Sporen entstehen in unbestimmter Zahl ungleichzeitig und ohne Zellkerne Die Sporenbildung zeigt hier manche Eigenheiten, die bei De Bary (l. c. p. 106) nachzusehen sind (vergl. auch Tulasne: Champignons hypogés).

Die Pyrenomyceten erzeugen in ihren Sporenschläuchen, welche meist lang keulenförmig sind, gewöhnlich acht simultan gebildete Sporen, diese nicht selten septirt. Die Sporenschläuche bilden sich im Inneren kleiner flaschenförmiger oder rundlicher Behälter,



Fig. 170. Xylaria polymorpha in natürlicher Grösse; *A* verzweigtes Stroma mit Spitzenwachsthum der Aeste, deren mittlere und obere Partieen mit Conidien dicht bedeckt sind; *B* ein Perithecien bildender Zweig des Stromas; der untere sterile Theil ist dünn, der obere fertile keulig angeschwollen.



Fig. 171. Theil des Querschnitts der Vorigen; *st* inneres Gewebe des Stromas, *c* die bereits unthätigen conidienbildenden Hyphenzweige; *cp* die Conceptacula oder Perithecien, noch unreif; die Mündungen derselben von kohlschwarzem Gewebe umgeben.

welche hier als Perithecien bezeichnet werden; der Inhalt des Peritheciums ist anfangs ein zartes durchsichtiges, luftfreies Gewebe, welches später durch die Sporenschläuche und Paraphysen verdrängt wird; diese entspringen einem, die Pheritheciumwand auskleidenden Hymenium. Das Perithecium ist entweder von Anfang an geöffnet (Sphaeria typhina), oder sie sind anfangs geschlossen und bilden später einen mit Haaren ausgekleideten Mündungscanal, durch den die Sporen entleert werden (Xylaria), oder endlich das Perithecium zerreisst bei der Aussaat (Erysiphe). — Bei einer Reihe von Arten (Sphaeriae simplices, Pleospora u. a.) entstehen die Perithecien frei auf dem fädigen, unscheinbaren Mycelium, einzeln oder truppweise; bei anderen (Xylaria, Cordyceps) wird zunächst eine sogen. Stroma, d. h. ein polsterförmiger, strauchartiger, becherförmiger Träger gebildet, in welchem die Perithecien meist sehr zahlreich entstehen (Fig. 171). Ausser den Ascosporen in den Perithecien werden aber auch noch andere Sporenformen an derselben Species durch Abschnürung gebildet: nämlich 1) Conidien (auch septirte), auf fadenförmigen Trägern, welche

aus dem Mycelium oder aus dem Stroma entspringen (Fig. 171 c); 2) Stylosporen, den Conidien im Wesentlichen gleich (einfach oder septirt), gebildet im Inneren von Conceptakeln, welche als Pycniden bezeichnet werden; 3) Spermatien, in eingesenkten Behältern (Spermogonien) massenhaft gebildet; meist sehr klein, oft stabförmig oder gebogen, anscheinend nicht keimfähig; in ihrer Entstehung den Conidien und Stylosporen ähnlich. Gewöhnlich entstehen die verschiedenen Sporenformen ungleichzeitig entweder auf demselben Mycelium oder demselben Fruchtträger, meist zuerst Conidien, dann Spermogonien, dann Pycniden, endlich Perithecien, wobei einzelne Glieder der Reihe (nur nicht die Perithecien) fehlen können. —

Nach diesen allgemeinen Vorbemerkungen mag die Beschreibung eines der am besten bekannten und merkwürdigsten Pyrenomyceten folgen. Es handelt sich um den Pilz, der das sogen. Mutterkorn erzeugt, Claviceps purpurea[1]. Die Entwickelung desselben beginnt mit der Bildung eines fädigen Myceliums, welches auf der Oberfläche des noch zwischen den Spelzen eingeschlossenen Fruchtknotens der Gramineen, besonders des Roggens, sich ansiedelt, ihn mit dichtem Geflecht überzieht und zum Theil in sein Gewebe eindringt, wobei der Scheitel, oft auch andere Theile des Fruchtknotens verschont bleiben. Der Fruchtknoten wird so von einem weichen, weissen Myceliumfilz, der die Form desselben ungefähr behält, ersetzt; nicht selten trägt er noch die Griffel am oberen Theil. Die Oberfläche des Pilzgewebes zeigt viele tiefe Furchen (*s* in *A* und *B*) und bildet auf radial gestellten Basidien eine grosse Menge von Conidien (*C*, *p*), welche in eine schleimige Substanz eingebettet zwischen den Spelzen hervorquellen. In diesem Zustand wurde der Pilz früher für eine eigene Gattung gehalten und Sphacelia genannt. Die Conidien können sofort keimen und sogar alsbald wieder Conidien abschnüren (*D*, *x*), die ihrerseits nach Kühn in anderen Grasblüthen alsbald wieder eine Sphacelia erzeugen. Das Mycelium der Sphacelia bildet, wenn die Conidienbildung ihre Höhe erreicht hat, am Grunde des Fruchtknotens ein dichtes Geflecht festerer Hyphen, welches zunächst noch von dem lockeren Gewebe der Sphacelia umgeben ist; es ist diess der Anfang des Sclerotiums, des sogen. Mutterkorns; seine Oberfläche wird bald dunkelviolet und wächst zu einem oft Zolllänge erreichenden hornförmigen Körper heran. Unterdessen hört die Sphacelia zu wachsen auf, ihr Gewebe wird absterbend von dem Sclerotium unten zerrissen, von dessen Gipfel emporgehoben, wo



Fig. 172. Claviceps purpurea. *A* ein junges Sclerotium *c* mit der alten Sphacelia *s*; *p* der Gipfel des abgestorbenen Fruchtknotens; *B* der obere Theil des vorigen im Längsschnitt; *C* Querschnitt durch die Sphacelia, *m* deren Mycelium, *b* die Conidien abschnürenden Zweige, *w* die Wand des Fruchtknotens; *D* keimende Conidien, secundäre Conidien *x* bildend. (*A*, *B*, *C* nach Tulasne, *D* nach Kühn).

1) Tulasne: Annales des sc. nat. T. XX. p. 5. — Kühn: Mittheilungen des landw. Instituts in Halle. I. 1863.

es diesem wie eine hohe Kappe aufgesetzt ist (*A* u. *B*, *s* Sphacelia, *c* Sclerotium), um später abzufallen. Das reife, harte Sclerotium bleibt nun bis zum Herbst, meist aber bis zum kommenden Frühjahr in Ruhe; alsdann beginnt die Bildung der Fruchtkörper, wenn das Sclerotium im feuchten Boden liegt. Die Fruchtträger entstehen unter der Haut, indem sich an bestimmten Puncten aus den Markhyphen zahlreiche dicht gedrängte Zweige bilden; das Bündel durchbricht die Haut und wächst zu einem Fruchtträger (Stroma) heran; der aus einem langen Stiel und einem kugeligen Köpfchen besteht. In letzterem entstehen sehr zahlreiche flaschenförmige Perithecien (*cp* in *B* und *C*, Fig. 173), die hier einer begrenzten Wandung entbehren. Jedes Perithecium wird von seinem Grunde her mit zahlreichen Sporenschläuchen erfüllt, in deren jedem mehrere dünne, fadenförmige Sporen erzeugt werden. Diese Sporen schwellen in feuchter Umgebung stellenweise an und treiben an mehreren Puncten Keimschläuche. Gelangen sie in die jungen Blüthen des Roggens oder nah verwandter Gräser, so entsteht aus ihnen nach Kühn die S p h a c e l i a, womit der Entwickelungskreis geschlossen ist. — Bei diesem Generationswechsel ist noch nichts bekannt, was als geschlechtliche Function gedeutet werden könnte. Dagegen hat De Bary [1]) bei der Gattung Erysiphe an dem Mycelium einen Vorgang beobachtet, der entweder als Copulation, oder als wirkliche Befruchtung zu deuten ist und durch welche das Perithecium erzeugt wird; das Mycelium ist also in diesem Falle die geschlechtliche Generation, das Perithecium eine ungeschlechtliche aus jener hervorgehende Generation.

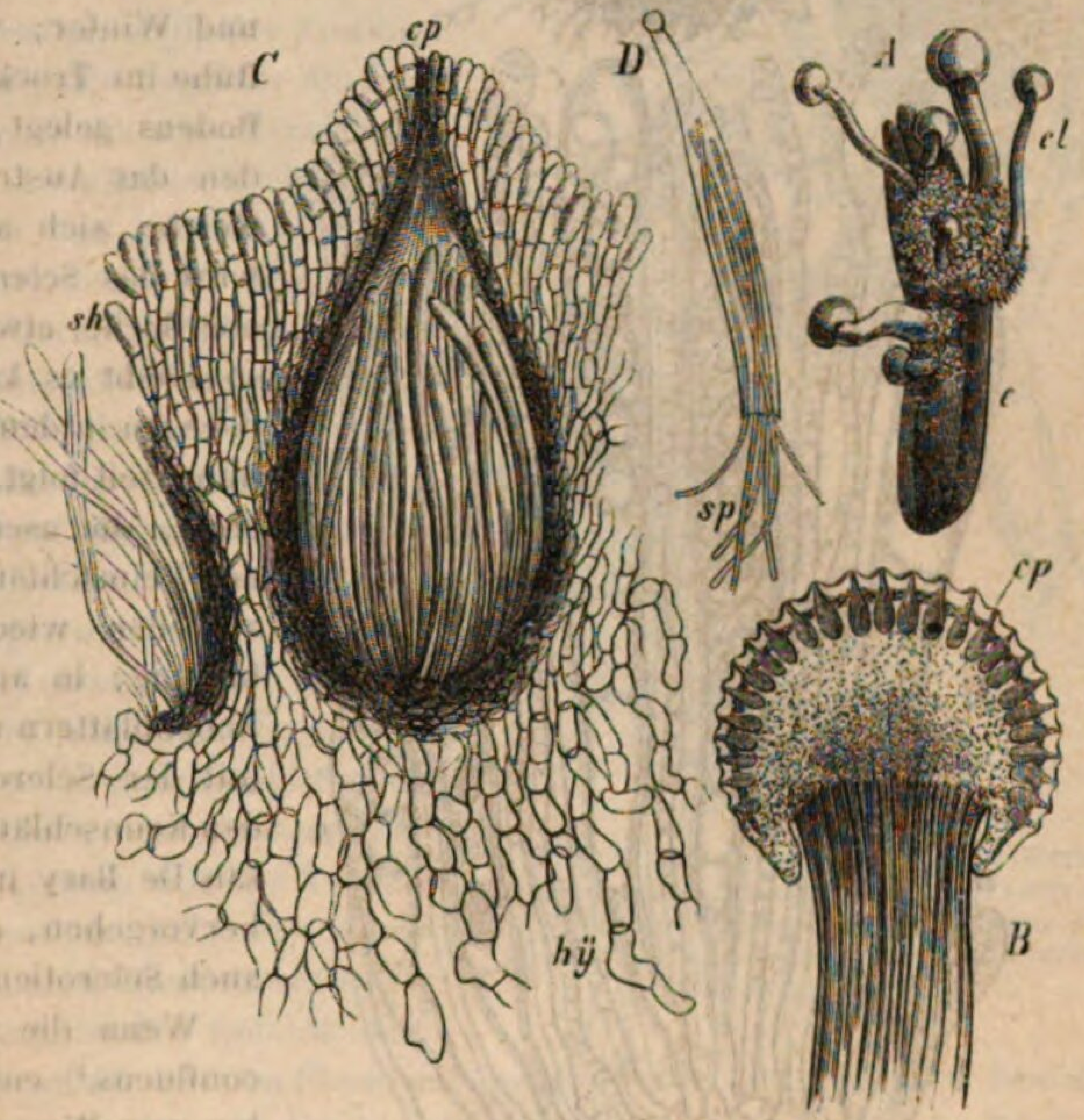


Fig. 173. Claviceps purpurea; *A* ein Fruchtträger *cl* bildendes Sclerotium (Mutterkorn); *B* oberer Theil eines Fruchtträgers im Längsschnitt, *cp* die Perithecien; *C* ein Perithecium mit Umgebung stark vergrössert; bei *cp* seine Mündung; *hy* Hyphen des Hutes, *sh* Hautschicht des Hutes. *D* ein Ascus, zerrissen die Sporen entlassend (nach Tulasne).

Die D i s c o m y c e t e n. Neben zahlreichen unscheinbaren Pilzen gehören hierher die stattlichen Formen der Clavarien, Helvellen, Morchellen, besonders aber die ungemein artenreiche Gattung Peziza. Bei den strauchartig verzweigten Clavarien überzieht die Hymenialschicht die Oberfläche der Zweige, bei den Helvellen und Morcheln die Aussenfläche des faltigen Hutes, bei den Pezizen kleidet sie die Concavität des Bechers aus, der entweder flach und sitzend (Fig. 172) oder gestielt ist. Das Hymenium besteht aus Paraphysen und Sporenschläuchen, in denen gewöhnlich acht Sporen simultan gebildet werden; jene treten gewöhnlich früher auf, werden aber zuletzt von diesen verdrängt. Die Sporenbildung in den Ascis wird entweder von Kernen begleitet oder es werden keine Kerne gebildet (Fig. 174). Mit den Pyrenomyceten, von denen sich die Discomyceten vorzugsweise durch ihre gymnocarpen Fruchtträger unterscheiden, stimmen sie aber darin überein, dass auch noch Sper-

1) De Bary, Fruchtentwickelung der Ascomyceten, Leipzig 1863.

mogonien, Pycniden und Conidien als Vorläufer der Ascosporen vorkommen; selbst zweierlei Fruchtträger, die einen mit grösseren Ascosporen, welche Keimschläuche treiben, die anderen ebenfalls mit Ascosporen, die aber ein sporidienabschnürendes Promycelium bilden, sind bei Peziza Duriaeana beobachtet worden. Der Gestaltenreichthum wird noch vermehrt dadurch, dass zahlreiche Arten Sclerotien erzeugen. Als ein besonders interessantes Beispiel sei Peziza Fuckeliana genannt; ihr Sclerotium entwickelt sich nach De Bary im Gewebe absterbender Blätter der Weinrebe im Herbst und Winter; wird es frisch oder nach einiger Ruhe im Trocknen auf die Oberfläche feuchten Bodens gelegt, so beginnt schon nach 24 Stunden das Austreiben conidientragender Fäden, welche sich als Botrytis cinerea erweisen; wird das Sclerotium dagegen unter die Bodenoberfläche, etwa bis zu 1 Ctm. tief eingescharrt, so treibt es keine derartigen Conidienträger, dagegen in dem Sommer, der auf seine Entstehungszeit folgt, gestielte, tellerförmige Becherchen, die ascusbildenden Fruchtträger. Aus den Keimschläuchen der Ascosporen entstehen zuweilen wieder Sclerotien ohne Conidienbildung, in anderen Fällen treibt das in den Rebenblättern wuchernde Mycelium gleichzeitig mit der Sclerotienbildung Botrytisfäden; aus den Keimschläuchen der Conidien (der Botrytis) sah De Bary immer zunächst wieder Botrytis hervorgehen, dessen Mycelium wahrscheinlich auch Sclerotien bildet.

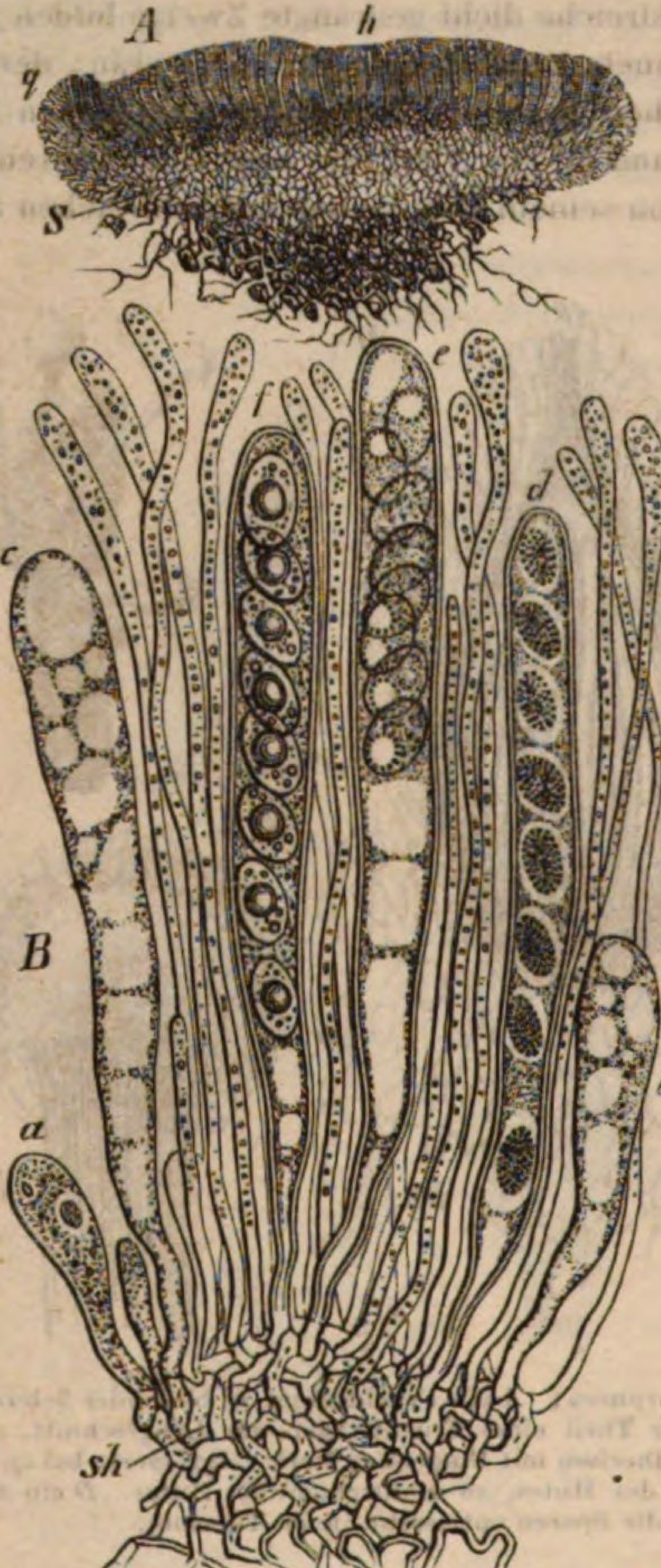


Fig. 174. Peziza convexula (?); *A* senkrechter Durchschnitt der ganzen Pflanze, etwa 20mal vergröss.; *h* Hymenium, d. h. die Schicht, in welcher die sporenbildenden Schläuche liegen; *s* der Gewebekörper des Pilzes, der am Rande *q* das Hymenium napfartig umhüllt; an der Basis treten aus dem Gewebe *s* feine Fäden hervor, die zwischen Erdkörnchen hinwachsen. — *B* ein kleiner Theil des Hymeniums nach 550maliger Vergr.; *sh* subhymeniale Schicht dicht verflochtener Hyphen; *a—f* sporenbildende Schläuche, dazwischen dünnere Schläuche, die Paraphysen, in denen rothe Körnchen liegen.

Wenn die von De Bary zuerst bei Peziza confluens[1]) entdeckten, von Tulasne bestätigten, von Woronin auch an Ascobolus pulcherrimus gesehenen Copulations- oder Befruchtungsvorgänge allgemein bei den Discomyceten vorkommen sollten, so wäre man berechtigt, die ascosporenbildenden Fruchtträger derselben als zweite ungeschlechtliche Generation zu betrachten, welche aus dem Mycelium, als der Geschlechtsgeneration hervorgeht. Für die obengenannten Gattungen ist diese Deutung für jetzt ebenso wahrscheinlich wie für die entsprechenden Verhältnisse bei den Erysiphen (und Florideen). — Das Mycelium von Peziza confluens wächst auf der Erde; von seinen Hyphen erheben sich an einzelnen Stellen aufstrebende Aeste, die sich mehrfach verzweigen; am Ende der Zweige bilden sich die Copulations- oder Befruchtungsorgane in grösserer Zahl dicht beisammen, Rosetten bildend. Die

1) De Bary, Fruchtbildung der Ascomyceten, Leipzig 1863. — Tulasne in Annales des sc. nat. 1866. — Woronin, Beiträge zur Morphol. u. Physiol. der Pilze, von Woronin u. De Bary. Frankfurt 1866.

Endglieder der stärkeren Zweiges chwellen zu eiförmigen Blasen an (Fig. 175 *a*), die ihrerseits einen meist gekrümmten Fortsatz (*f*) treiben. Aus einer unter dieser Blase liegenden Gliederzelle desselben Zweiges wächst ein keulenförmiger Zweig hervor, dessen Gipfel sich mit dem erwähnten Fortsatz verbindet (*i*). Nachdem diess stattgefunden, sprossen aus dem Stammfaden, der diese Organe trägt, zahlreiche dünne Hyphen hervor (*h*), welche die Rosette der Copulationsorgane umwachsen, sie in ein dichtes Geflecht einhüllen; dieses Geflecht stellt den Körper des Fruchtträgers dar, auf dessen Oberseite alsbald dicht gedrängte Hyphen sich erheben, um die Hymenialschicht zu bilden; schliesslich stellt der Fruchtträger einen Pezizenbecher dar, der ungefähr die Gestalt von Fig. 174 besitzt und in seinem Hymenium die Ascosporen erzeugt. — Aehnliches beobachtete Woronin an Peziza granulosa und scutellata. Hier erheben sich aus den Gliederzellen des Myceliums drei- bis mehrzellige Zweige, deren Endglied kugelig oder eiförmig anschwillt, ohne aber einen Fortsatz zu treiben; aus der darunter liegenden Gliederzelle entstehen zwei oder mehr dünnere Schläuche, die sich jener dicht anlegen, worauf dieser Copulationsapparat von zahlreichen unter ihm hervorsprossenden Hyphen dicht eingehüllt wird, aus ihnen entwickelt sich der Fruchtbecher. Etwas abweichender sind die entsprechenden Vorgänge bei Ascobolus pulcherrimus[1]). Alle diese Verhältnisse erinnern entschieden an die Befruchtung der Florideen; die grösseren angeschwollenen Zellen (*a*, *f*) können mit der Trichogyne verglichen werden, insofern nicht aus ihnen selbst, sondern aus tieferliegenden Gliedern des Zweiges die den Fruchtträger darstellenden Gebilde hervorsprossen; die Befruchtung ist wie bei den Florideen eine indirecte; nur insofern besteht ein erheblicher Unterschied, als hier das befruchtende Organ (*i*) ein Zweig des die Trichogyne tragenden Astes ist, während bei den Florideen die befruchtenden Körper abgelöste (unbewegliche) Zellen sind. Sollten weitere Untersuchungen diese Analogieen bestätigen, so könnten die Glomeruli von Batrachospermum, die Kapselfrüchte von Lejolisia u. a. mit dem Fruchtbecher der Pezizen verglichen werden.

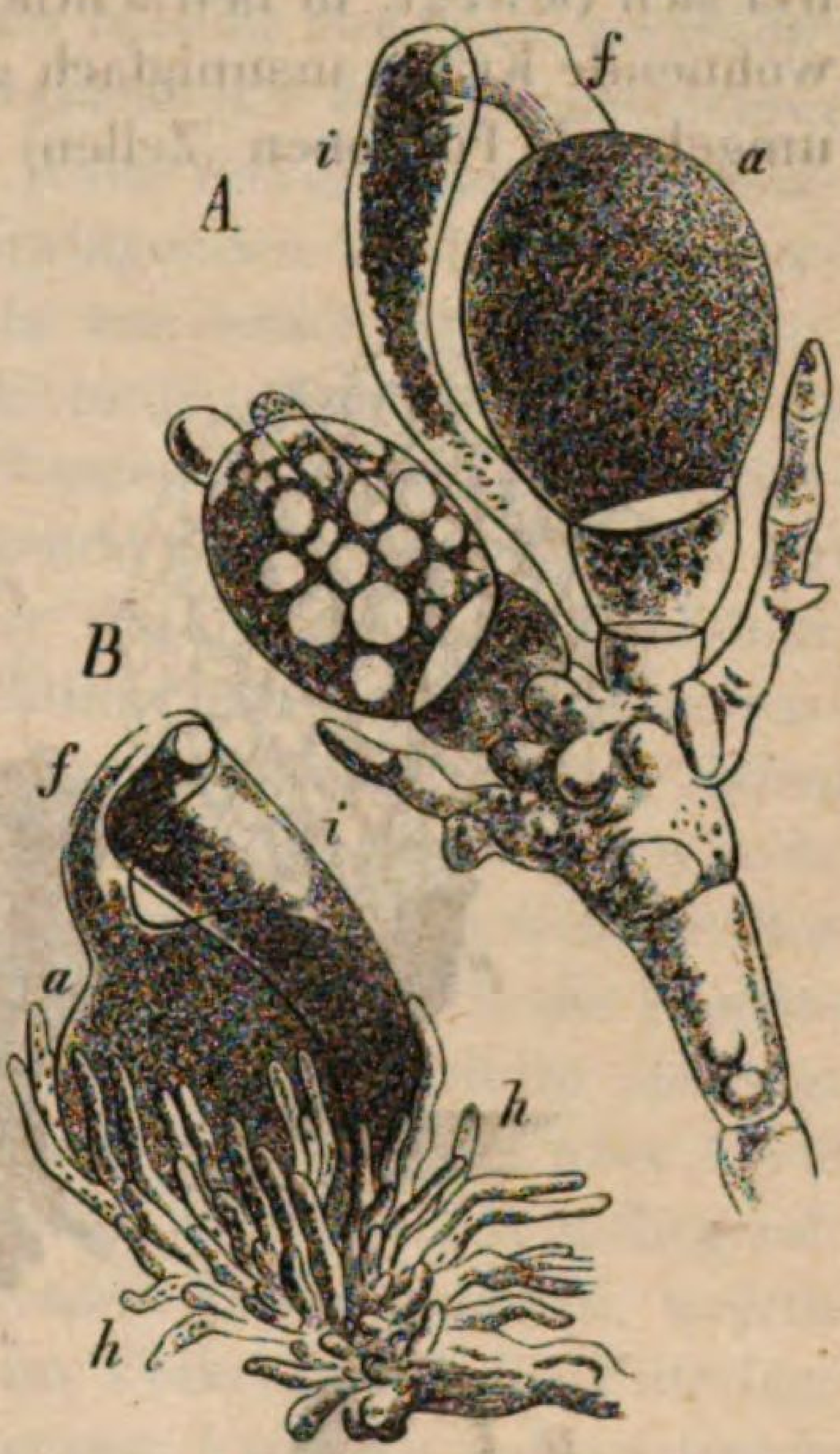


Fig. 175. Copulationsapparat von Peziza confluens nach Tulasne (sehr stark vergr.); in *B* beginnt in Folge der Befruchtung die Hyphenbildung *h*, aus der sich der Fruchtkörper entwickelt.

Anhang.

Die Myxomyceten[2]).

So bezeichnet man eine formenreiche Gruppe von Organismen, die in vielen Beziehungen von allen vegetabilischen Gebilden weit abweichen, durch ihre Sporenbildung aber den Pilzen am nächsten stehen dessbalb hier anhangsweise

1) Auf Myceliumzweigen dieses Pilzes werden auch Conidien gebildet.

2) De Bary, Die Mycetozoen in Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. X (1859), Separat 2. Aufl. Leipzig 1864 (es ist die für die ganze Gruppe grundlegende Arbeit). — Cienkowski in Jahrb. f. wiss. Bot., III, p. 325 u. 400.

behandelt werden. Die Myxomyceten sind besonders dadurch ungemein merkwürdig, dass sie während ihrer Vegetations- und Ernährungszeit keine Zellen oder Gewebe bilden, indem das Protoplasma, welches freilich auch bei anderen Pflanzen der allgemeine Motor der Lebenserscheinungen ist, hier zeitweise ganz frei sich bewegt, in beträchtlichen Massen ansammelt und durch ihm selbst innewohnende Kräfte mannigfach gestaltet, ohne dabei in kleine mit Zellhäuten sich umgebende Portionen (Zellen) sich zu gliedern und zu befestigen. Erst wenn das

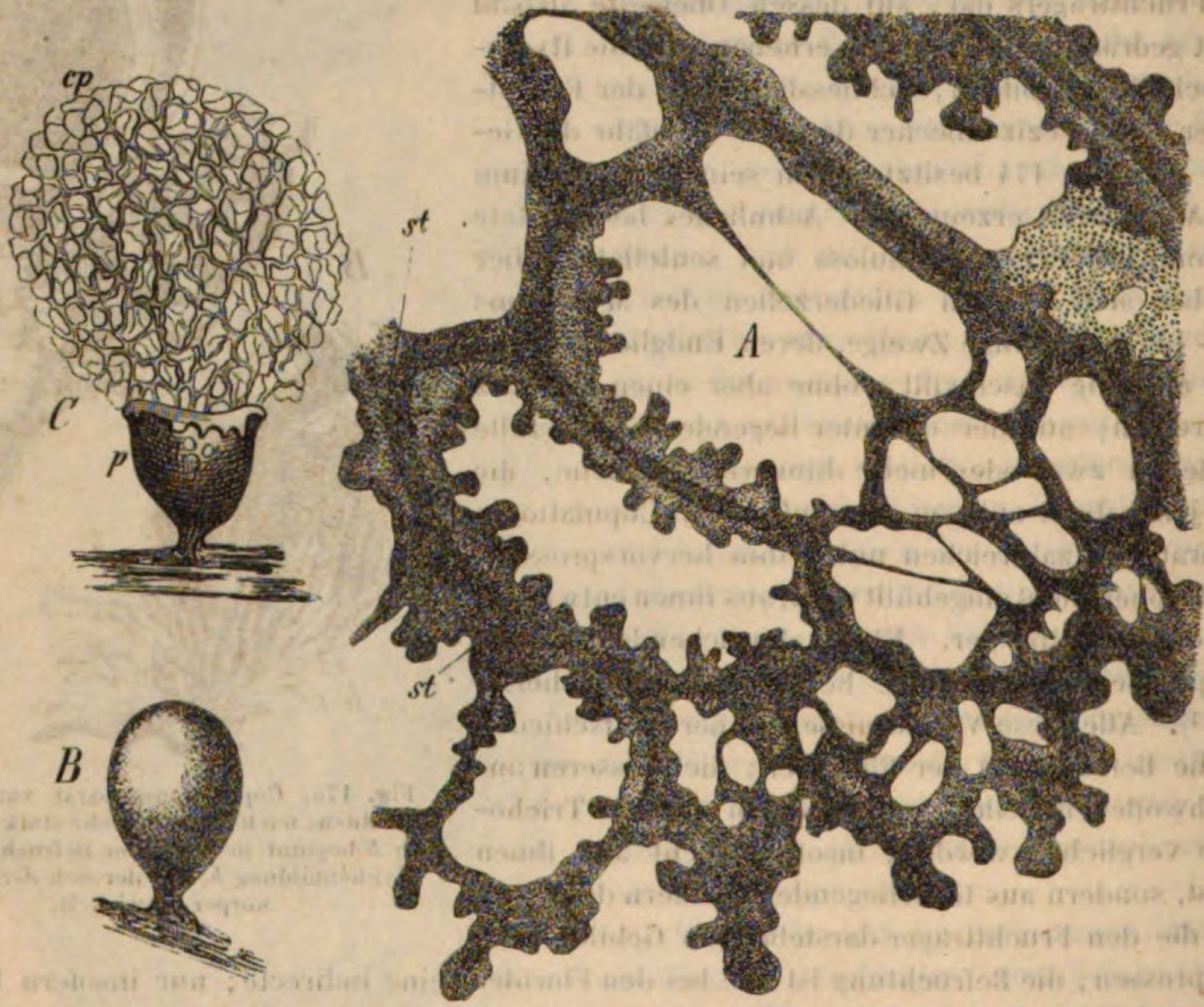


Fig. 176. *A* Plasmodium von Didymium leucopus (nach Cienkowski) 350mal vergr. — *B* ein noch geschlossenes Sporangium von Arcyria incarnata, *C* ein solches nach Zerreissung der Wand *p* und Ausdehnung des Capillitiums *cp* (nach De Bary, 20mal vergr.).

Protoplasma durch Ungunst äusserer Verhältnisse in Ruhezustände übergeht oder wenn es seine Vegetation durch Fruchtbildung abschliesst, wobei seine innere und äussere Bewegung aufhört, zerfällt es in kleine, sich mit Zellhäuten umgebende Portionen, ohne indessen jemals ein Gewebe im eigentlichen Sinne des Wortes zu bilden.

Die Myxomyceten bewohnen faulende und verwesende Pflanzenreste, Lohe, alte vermodernde Stämme u. dergl. Während ihres beweglichen Zustandes kriechen sie entweder auf der Oberfläche des Substrates hin oder sie wohnen im Inneren desselben in Lücken und Poren; zum Zweck der Fruchtbildung aber kommen sie immer auf die Oberfläche. — Wenn ein Myxomycet in den Fruchtzustand übergeht, so verwandelt sich sein ganzer Protoplasmakörper (das Plasmodium) in Sporangien oder in grosse Fruchtkörper. Die Sporenbehälter stellen bei den meisten Myxomyceten runde, längliche, gestielte oder sitzende, einen bis mehr Millimeter grosse Blasen dar, seltener horizontal liegende, cylindrische oder platte Schläuche. Die Wand dieser Sporangien ist in ihrer Structur den Pflanzenzell-

häuten ähnlich, zuweilen ähnlich wie diese mit Verdickungen und mit Schichtung versehen; sie ist farblos, violett, braun, roth, gelb gefärbt, je nach der Species. Bei manchen wird der Innenraum des Sporangiums ausschliesslich von den kleinen Sporen erfüllt (Licea, Cribraria), gewöhnlich aber befindet sich ausser den Sporen ein sogen. Capillitium im Sporangium; dieses besteht zuweilen aus dünnwandigen, netzförmig anastomosirenden Röhrchen, welche der Wand angewachsen sind (Physarum); bei Arcyria (Fig. 176 *C*) ist die Wand dieser Röhren mit ringförmigen, warzenartigen u. s. w. nach aussen vorspringenden Verdickungen versehen. Das Capillitium der Gattung Trichia besteht aus einzelnen langen, spindelförmigen Röhren, die unter einander nicht verbunden sind; ihre Wand ist schraubig verdickt, den Spiralfaserzellen höherer Pflanzen ähnlich. Bei den Stemoniteen setzt sich der feine das Sporangium tragende Stiel in dieses hinein fort und bildet dort die sogen. Columella, von welcher die Zweige des Capillitium, netzartig anastomosirend, entspringen. — Das Capillitium hilft bei der Sporenaussaat die Wand des Sporangiums sprengen und die Sporen fortschleudern, indem seine im unreifen Zustand vielfach gebogenen Fasern sich beim Austrocknen mehr gerade strecken; nach dem Zerreissen der Sporangiumwand tritt es in vielen Fällen als ungemein zierliches Netzwerk zu Tage (Fig. *C*). — Anders sind die Fruchtkörper der Aethalien, Spumarien, Didymien gebaut. Die von Aethalium (der sog. Lohblüthe) sind kuchenförmig, nicht selten 1 Fuss breit und lang, bis über 1 Zoll dick, oft aber auch kleiner, ihrem Substrat (besonders häufig Lohe) fest aufliegend. Der Kuchen ist von einer einige Millimeter dicken, spröden Rinde umgeben, welche anfangs lebhaft gelb, später bräunlich ist und sich im Umkreis auf die Unterlage fortsetzt. Das Innere des Kuchens ist eine schwarzgraue, leicht zu pulverisirende Masse (Sporen), die von gelben Adern durchsetzt ist. Diese innere Masse des Fruchtkörpers besteht aus Röhren, welche nach allen Richtungen verflochten und netzförmig verbunden sind, im Uebrigen genau die Structur, auch das Capillitium der Physarumsporangien besitzen. Die Rinde besteht aus dicht verflochtenen, unregelmässigen Strängen, oder eigentlich collabirten Röhren, welche innerhalb der Membran ungeheure Mengen von Kalkkörnern (die auch in den oben genannten Sporangien häufig vorkommen) nebst gelbem Pigment enthalten. Der Aethaliumkuchen ist somit ein Geflecht schlauchförmiger, von der kalkigen Rinde umgebener Physarumsporangien. (De Bary).

Die Fruchtkörper von Lycogala epidendron haben einige Aehnlichkeit mit denen mancher Gastromyceten (der Lycoperdaceen). Sie sind von einer papierartigen Rinde umgeben, die aus zwei Schichten besteht; die innere ist eine homogene, geschichtete hellbraune Haut, die äussere viel dickere besteht aus einem Geflecht ästiger, hohler Fasern, welche mit spaltenförmigen Tüpfeln versehen oder netzförmig verdickt sind; diese Verdickungen treten nach aussen vor. Zahlreiche derartige Fasern dringen, die innere Haut durchbohrend, nach Innen, wo sie das Capillitium bilden; auf der Oberfläche des Pilzes liegen derbe, grosse mit körnigem Inhalt erfüllte Blasen.

Die Sporen der Myxomyceten, welche alle Zwischenräume des Capillitium erfüllen, ähneln in ihrer Form, durch die netzförmigen Leisten ihrer Oberfläche oder ihrer Warzen den Sporen mancher Tuberaceen und Gastromyceten; manchmal sind sie auch glatt.

Die Sporen können sofort nach der Aussaat keimen, trocken aufbewahrt

bleiben sie aber auch jahrelang keimfähig. Die mit Waser durchtränkte Spore öffnet sich und ihr ganzer Protoplasmakörper tritt als rundliche, hautlose Masse aus. Nach wenigen Minuten nimmt er aber eine andere Gestalt an; er wird lang, an einem Ende zugespitzt, hier mit einer langen Cilie versehen; er hat sich zur Schwärmspore ausgebildet; diese kann entweder rotirend sich bewegen oder ihre Umrisse ändernd wie eine Amöbe fortkriechen. Diese Schwärmer vermehren sich durch Theilung. Am zweiten oder dritten Tage aber beginnt ein neuer Process; die Schwärmer theilen sich nicht mehr, sondern sie vereinigen sich, indem ihrer zwei und mehr verschmelzen, nachdem sie in die Amöbenform übergegangen sind, zu einem homogenen, sich ebenfalls amöbenartig bewegenden Protoplasmakörper, Plasmodium; dieses vergrössert sich indem es immer mehr Schwärmer in sich aufnimmt und mit anderen Plasmodien verschmilzt. Diese Plasmodien kriechen nun auf der Oberfläche des ernährenden Substrats herum (Fig. 176 *A*); die Bewegungen sind im Wesentlichen dieselben, wie die des Protoplasmas, welches in grossen Pflanzenzellen circulirt, nur sind sie freier und mannigfaltiger. Die Ortsbewegung, das Kriechen, wird dadurch bewirkt, dass aus dem Rande des Plasmodiums armartige Ausstülpungen hervortreten, die sich vergrössern, indem die Substanz von hinten her in sie einfliesst; diese Arme oder Zweige verschmelzen seitlich, anastomosiren vielfach und bilden neue hinausfliessende Arme. Wenn diess längere Zeit in derselben Richtung geschieht, so ändert das ganze Plasmodium seinen Ort. Ausserdem werden kleinere (tentakelartige) Arme, in welche die innere körnige Protoplasmasubstanz nicht eindringt, aus dem Umfang hervorgestreckt und wieder eingezogen. Endlich findet im Inneren der grösseren Arme oder der plattenförmigen Ausbreitungen des Plasmodiums eine strömende Bewegung statt, deren Richtung mannigfach wechseln kann. Die im Inneren strömende Substanz ist wasserreicher und körnig; der Umfang des Plasmodiums wird aber von einer körnchenfreien, hyalinen, anscheinend dichteren Schicht gebildet (der Randschicht), die sich zuweilen noch mit einer Schleimlage umgiebt; diese letztere ist nicht Protoplasma und wird bei dem Kriechen wie der Schleim einer Schnecke zurückgelassen.

Die meisten Plasmodien sind farblos, viele gelb (Aethalium septicum), rothgelb; manche sind sehr klein, mit blossem Auge kaum sichtbar, andere nehmen im erwachsenen Zustand einige Quadratzoll ein und die von Aethalium septicum sammeln sich auf der Oberfläche der Lohe zuweilen in handgrossen und noch grösseren Massen von $^1/_2$—1 Zoll Dicke an, und können in diesem Zustand kugelige oder clavarienähnliche aufrechte Formen bilden, die aber aus weichem, rahmenähnlichem Protoplasma bestehen. In diesem Zustand kann das Aethalium von der Lohe weg auf Pflanzen, selbst einige Fuss hoch hinaufkriechen und sich oben auf den Blättern anhäufen.

Die Plasmodien nehmen fremde, feste Körper in sich auf, indem sie dieselben umschliessen; De Bary vermuthet, dass sie sich auf diese Weise ernähren; dazu scheint indessen die Quantität der aufgenommenen Stoffe doch wohl zu gering; die Residuen derselben werden später wieder ausgestossen, zumal dann, wenn das Plasmodium in Zellenzustände übergeht.

Schon die Schwärmer können bei ungünstigen Lebensbedingungen sich wieder in Zellen verwandeln, indem sie sich mit einer Haut umgeben (Microcysten); sie bleiben in diesem Zustand monatelang im Trockenen lebensfähig, wieder in

Wasser gebracht kehren sie in den beweglichen Zustand zurück. — Junge Plasmodien bilden unter ähnlichen Verhältnissen »derbwandige Cysten«, indem sie sich in Stücke von ungleicher Grösse theilen, die sich abrunden und mit Häuten umgeben; bei feuchter Wärme kriecht das Protoplasma aus diesen Cysten wieder aus. Die erwachsenen Plasmodien endlich bilden Ruhezustände, (die De Bary Sclerotien nennt) wenn die Feuchtigkeit und Temperatur abnimmt. Das Plasmodium zieht vorher seine feineren Fortsätze ein, bildet eine siebartige Platte oder unregelmässige Knöllchen, und die ganze Substanz zerfällt in eine grosse Zahl rundlicher oder polyedrischer Zellen von $^1/_{40}$—$^1/_{30}$ Mm. Durchmesser; der ganze Körper wird wachsartig spröde und trocken. In Wasser gebracht lösen sich die Zellhäute wieder auf und das Sclerotium wird wieder zu einem beweglichen Plasmodium.

Wenn die ausgewachsenen Plasmodien auf der Oberfläche des Substrats einige Zeit gelebt haben, so nehmen sie festere Consistenz an (Aethalium) und nachdem sich die netzförmig vertheilte Masse gesammelt hat, bildet sie entweder einen Kuchen wie bei Aethalium, oder sie bildet aufstrebende (noch immer weiche) Auswüchse von der Form der zukünftigen Sporangien. Auf der Aussenseite bildet sich die erstarrende Haut, im Inneren das Capillitium und die Sporen; enthielt das Plasmodium Kalk, so wird dieser in Körnchen im Capillitium oder an der Sporangiumwand abgelagert. Diese Gestaltungsvorgänge verlaufen meist in einigen Stunden, bei Aethalium genügt oft 1—2 Stunden, um das noch bewegliche Plasmodium in den Fruchtkuchen umzuwandeln. Das in jenem enthaltene Wasser wird zum Theil flüssig ausgestossen, das Uebrige verdunstet nachträglich.

Classe 3.

Die Flechten[1]).

1. Der **Thallus** der Flechten entwickelt sich häufig in Form von Krusten, welche Steine und Borke überziehen oder sich zwischen den Lamellen des Periderms der Holzpflanzen einnisten und dann nur den Fruchtkörper über dessen Oberfläche zum Vorschein bringen. Diese sogenannten Krustenflechten sind ihrem Substrat wenigstens auf der Unterseite so an- und eingewachsen, dass sie von diesem nicht vollständig und ohne Beschädigung des Thallus abgelöst werden können (Fig. 177 *A*, *B*, *C*). Der krustenförmige Flechtenthallus geht durch verschiedene Mittelformen in den der Laubflechten über; der laubartige Thallus bildet flächenförmige, oft krause Ausbreitungen, die sich von ihrer Unterlage, Erde, Stein, Moos, Borke u. s. w. vollständig abheben lassen, da sie denselben nur durch einzelne Haftorgane, die Rhizinen, stellenweise angewachsen sind. Der laubige Thallus erreicht nicht selten bedeutende Dimensionen, bei den grossen Peltigera-

1) Tulnasne, Mémoire pour servir à l'histoire organograph. et physiol. des lichens (Ann. des sciences nat. 3me Série. T. XVII). — Schwendener, Untersuchungen über den Flechtenthallus (in Nägeli's Beiträgen zur wissensch. Bot. 1860 u. 1862). — De Bary, Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten (Leipzig 1866).



Fig. 177. *A* u. *B* Graphis elegans, eine Krustenflechte auf der Rinde von Ilex Aquifolium, *A* natürl. Grösse, *B* wenig vergrössert. — *C* eine andere Krustenflechte: Pertusaria Wulfeni (wenig vergr.).



Fig. 178. Ein Stück des laubartigen Thallus von Peltigera horizontalis; *a* die Apothecien, *r* die Rhizinen (natürl. Gr.).

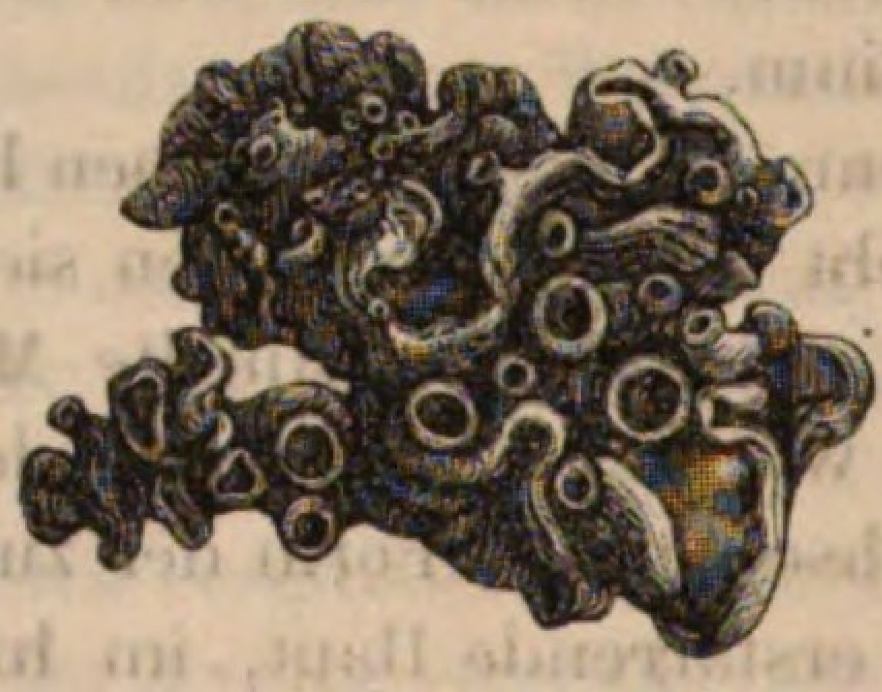


Fig. 179. Eine Gallertflechte: Collema pulposum (wenig vergr.).



Fig. 180. *A* Usnea barbata, eine Strauchflechte (natürl. Gr.), *B* Sticta pulmonacea, eine Laubflechte (natürl. Gr.) von der Unterseite gesehen; *a* Apothecien; *f* die Haftscheibe von *A*, womit diese Flechte auf der Rinde eines Baumes angewachsen ist.

und Sticta-Arten bis zu einem Fuss Durchmesser bei $^1/_2$ bis 1 Millim. Dicke und nimmt dabei gern einen im Allgemeinen kreisförmigen Umriss an; am fortwachsenden Rande bildet er gerundete, eingebuchtete Lappen (Fig. 178 u. Fig. 180 *B*). Eine dritte Form des Flechtenthallus, die mit der vorigen ebenfalls durch Ueber-

gänge verbunden ist, zeigen die Strauchflechten; sie sind dem Substrat nur an einer Stelle und mit schmaler Basis angewachsen, und erheben sich von dort aus strauchartig, vielfach verzweigt. Die Thalluszweige sind entweder flach bandartig, dem Lappen mancher Laubflechten ähnlich, oder dünn cylindrisch (Fig. 180). Nicht sowohl ein Uebergang vom laubigen zum strauchigen Thallus, als vielmehr eine Vereinigung beider findet sich bei Cladonia und Stereocaulon, wo zuerst eine laubartige Ausbreitung (von geringer Grösse) gebildet wird, aus welcher sich alsdann, wie eine zweite Generation, der strauchartig verzweigte Thallus erhebt.

Der Flechtenthallus kann bis zur Pulverisirbarkeit austrocknen, ohne seine Lebensfähigkeit zu verlieren; mit Wasser durchtränkt hat er dann meist eine lederartige Consistenz, ist zähe und elastisch biegsam; eine grössere Zahl auch sonst ausgezeichneter Gattungen ist aber in wasserdurchtränktem Zustande schlüpferig, gallertartig; diese sog. Gallertflechten bilden polsterartige Massen, mit gyröser Oberfläche und nähern sich in ihrem Wachsthum bald mehr den Strauch-, bald mehr den Laubflechten; eine der typischen Formen zeigt Collema Fig. 179.

Das Gewebe des Flechtenthallus enthält zweierlei, morphologisch und physiologisch sehr verschiedene Zellenformen: nämlich algenähnliche, chlorophyllhaltige Zellen, die Gonidien, und farblose, gegliederte, vielfach verzweigte Fäden mit Spitzenwachsthum, welche den gewöhnlichen Pilz-Hyphen vollständig gleichen; sie können daher ebenfalls als Hyphen bezeichnet werden.

Jedes dieser beiden Formelemente ist in seinem Wachsthum, in seiner Betheiligung am Aufbau des Thallus mehr oder weniger unabhängig; der Masse nach überwiegen seltener die Gonidien und dann hat der Thallus einen mehr algenähnlichen Habitus und wird gern gallertartig; meist jedoch überwiegt das Hyphengeflecht bei Weitem an Masse die Gonidien, die letzteren erscheinen jenem eingestreut oder bilden eine dünne Schicht innerhalb des Hyphengewebes; in diesem Falle entsteht der typische Flechtenhabitus, wie er bei den meisten Laub- und Strauchflechten vertreten ist.

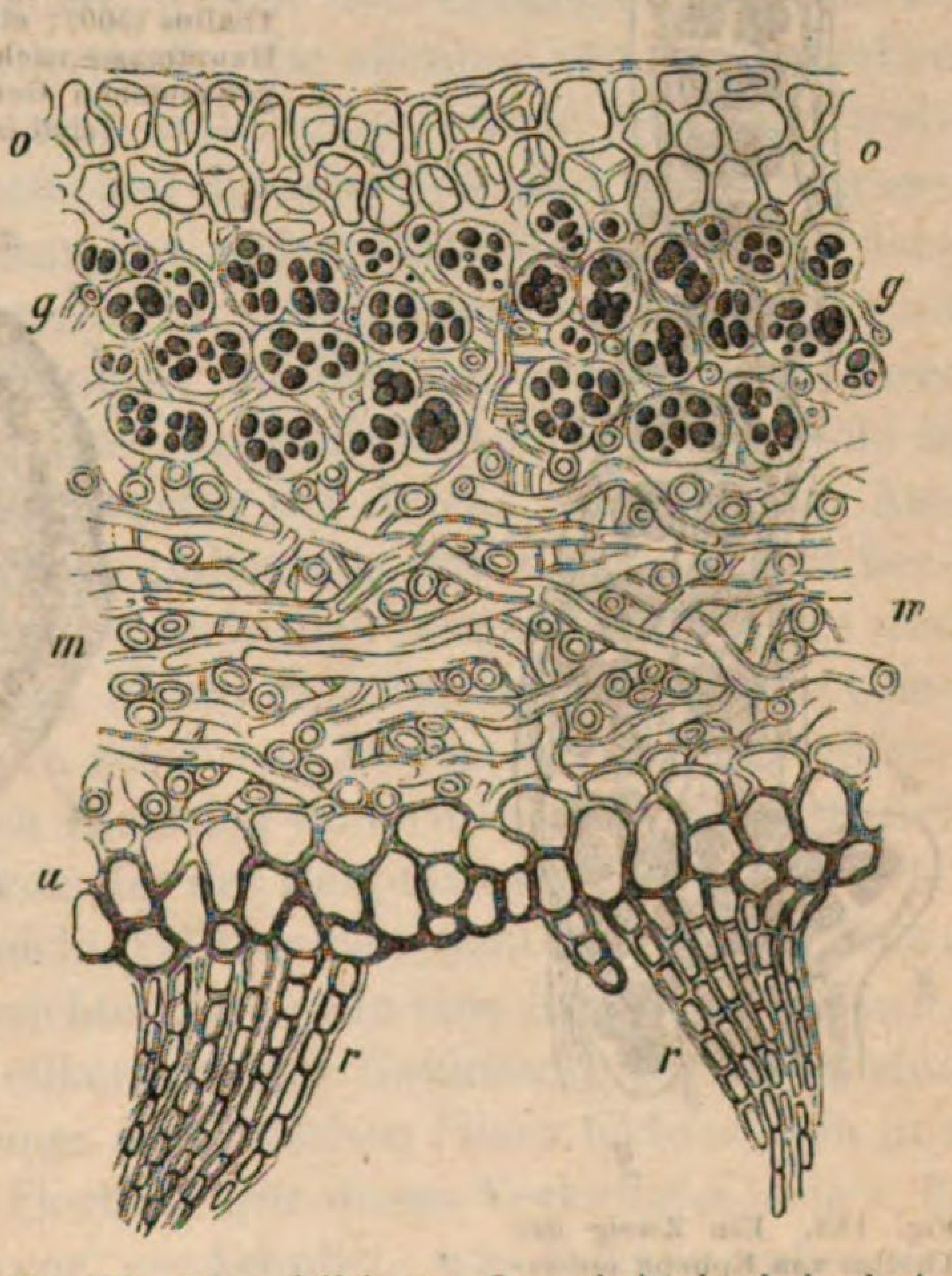


Fig. 181. Sticta fuliginosa, Querschnitt durch den laubartigen Thallus (500); *o* Rindenschicht (Hautschicht) der Oberseite, *u* die der Unterseite, *r r* Rhizinen oder Haftfasern, die der Hautschicht entspringen, also Haargebilde sind; *m* die Markschicht, deren Fäden theils im Längs- theils im Querschnitt zu sehen sind; auch die obere und untere Rindenschicht besteht aus Hyphen, die aber viel weitere Lumina haben, kurz gegliedert und interstitienlos verbunden sind, sie bilden ein Pseudoparenchym; *g* die Gonidien, die spangrünen Protoplasmakörper derselben sind dunkel schattirt, jede Mutterzellhaut umschliesst mehrere durch Theilung entstandene Gonidien.

Die Lagerung der Gonidien und Hyphen in einem Thallus kann der Art sein, dass beiderlei Elementargebilde ungefähr gleichmässig gemengt erscheinen (wie in Fig. 182); man nennt den Thallus in diesem Fall homöomerisch; oder die Gonidien sind in eine Schicht zusammengedrängt (wie Fig. 184), wodurch zu-

gleich das Hyphengewebe je nach Umständen in eine äussere und innere oder in eine obere und untere Schicht eingetheilt wird; das Thallusgewebe ist alsdann geschichtet und solche Flechten werden als heteromere bezeichnet (Fig. 184).

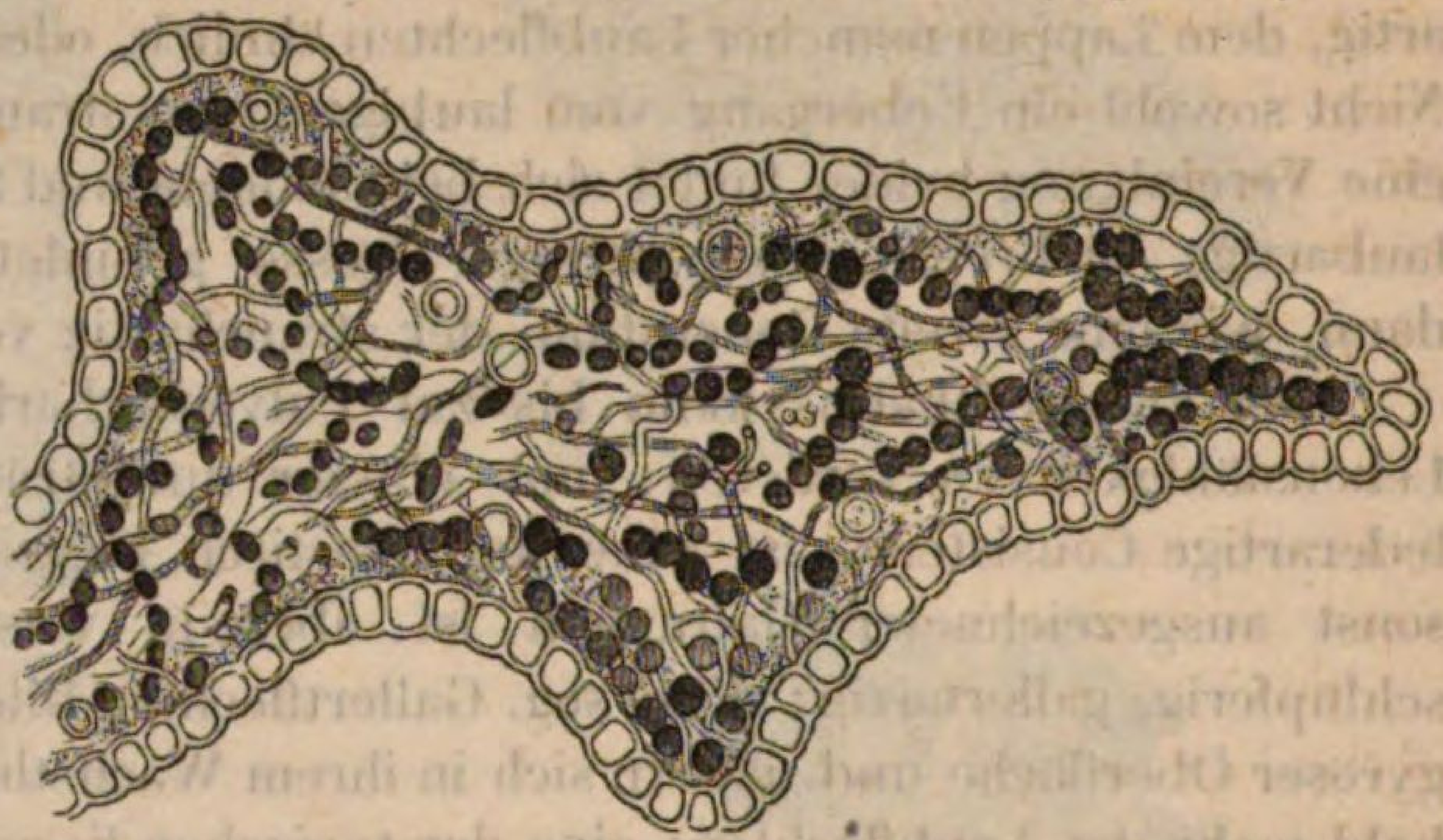


Fig. 182. Leptogium scotinum, senkrechter Durchschnitt des gallertartigen Thallus (500); eine Hautschicht umkleidet das innere Gewebe, welches der Hauptmasse nach aus form- und farbloser Gallert besteht, in welcher die gewundenen Gonidienschnüre liegen, einzelne grössere Zellen derselben sind hell; dazwischen verlaufen die dünnen Hyphen.

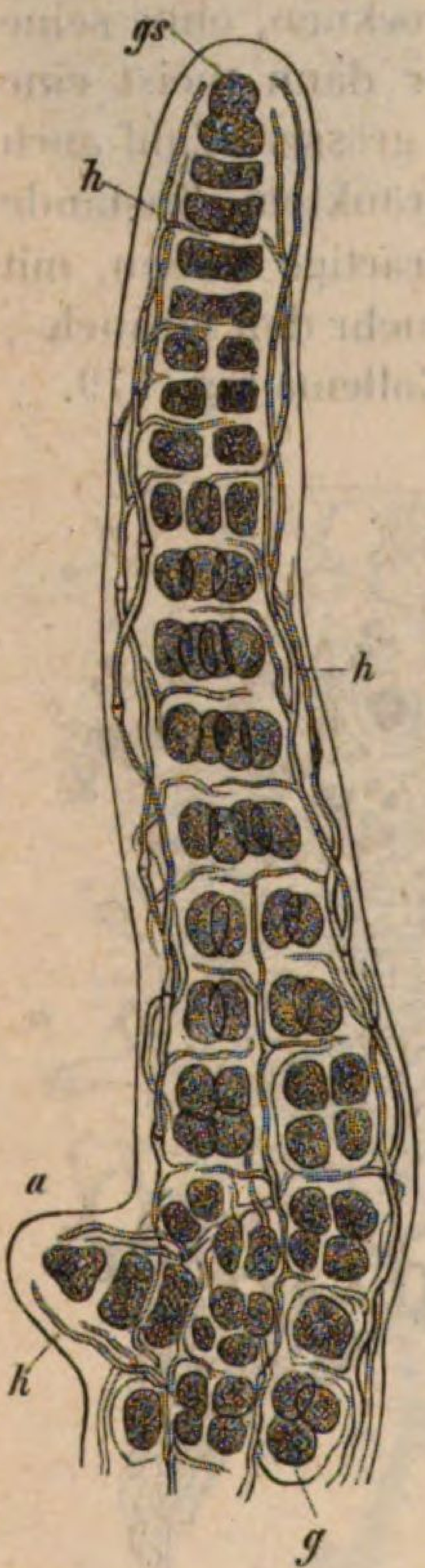


Fig. 183. Ein Zweig des Thallus von Ephebe pubescens (550); vergl. d. Text.

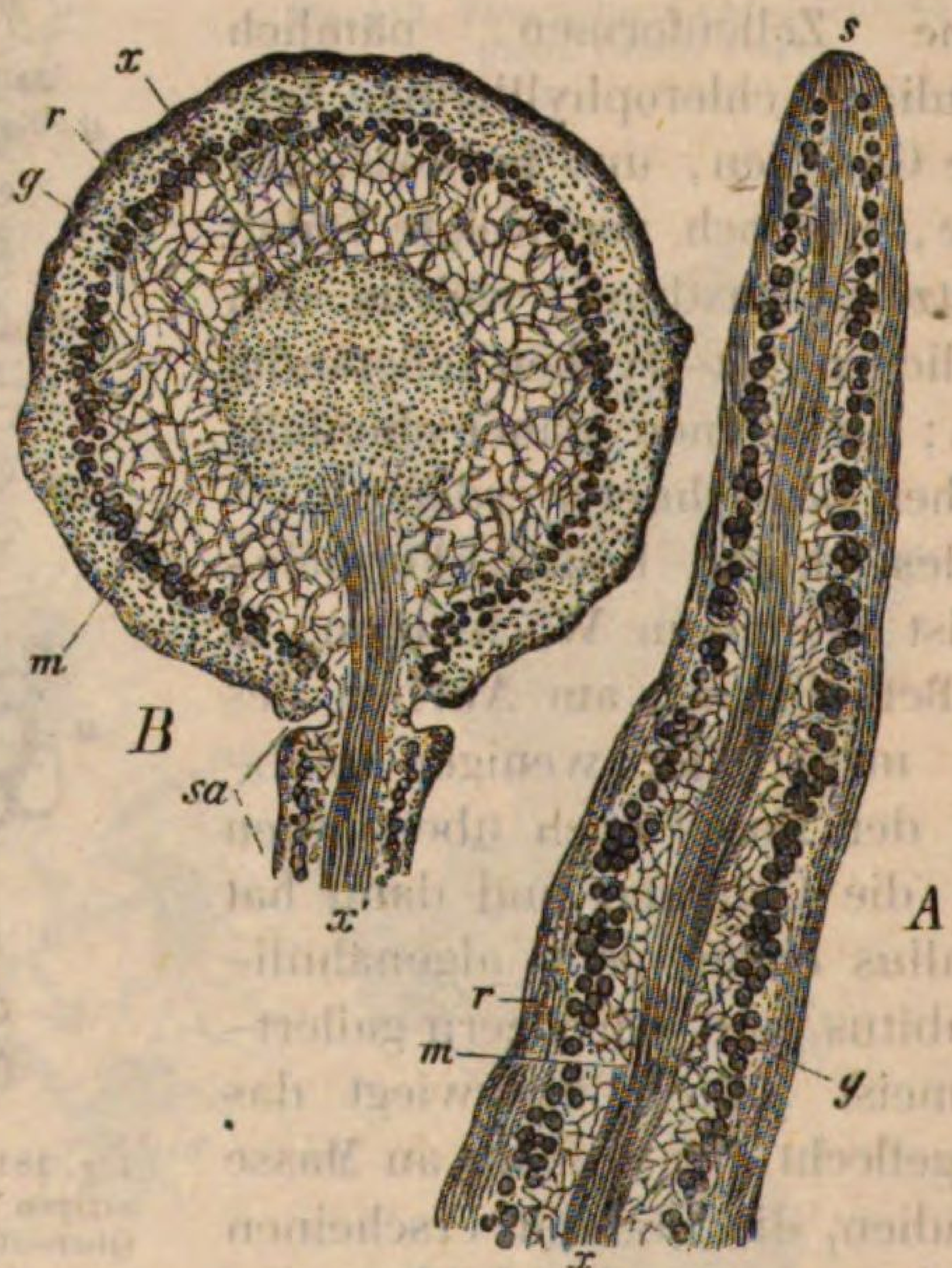


Fig. 184. Usnea barbata, *A* optischer Längsschnitt eines in Kalilösung erweichten dünnen Zweiges, *B* Querschnitt eines älteren Thallusstammes mit dem Basalstück eines Adventiv- (oder Soredial-) Astes *sa* (300); *s* Scheitel des Astes, *r* die Rinde, *x* der axile Markstrang, *m* das lockere Markgeflecht, *g* die Gonidienschicht.

Die Art des Wachsthums, die Verzweigung und äussere Gliederung des Flechtenthallus kann entweder von den algenähnlichen Elementen, den Gonidien bestimmt werden, so dass die Hyphen nur in secundärer Weise am Aufbau des Körpers sich betheiligen, oder aber die Hyphen bestimmen die Form und die Art des Wachsthums, während die Gonidien nur secundär an der Gewebebildung theilnehmen. Das Ertse kommt nur bei wenigen, algenähnlichen Flechten vor, die an-

dere Art des Wachsthums ist die gewöhnliche, die der typischen Flechten, zumal der heteromeren. Bei manchen homöomeren Gallertflechten (wie Fig. 182) scheint es zweifelhaft, ob die Aenderung der äusseren Umrisse mehr von den Gonidien oder mehr von den Hyphen ausgeht. — Dieses von den Lichenologen bisher nicht hinreichend betonte, morphologisch aber wichtige Verhältniss wird durch Betrachtung der Fig. 183 u. Fig. 184 hinreichend klar werden. Fig. 183 zeigt den optischen Längsschnitt eines Astes von Ephebe pubescens; die grossen Gonidien sind dunkel gehalten, die sehr feinen Hyphen mit *h* bezeichnet. Der Ast wächst an der Spitze fort durch Längenwachsthum und Quertheilung eines Gonidiums *sg*, welches hier die Scheitelzelle des Astes darstellt; die von dem Scheitelgonidium erzeugten Gliederzellen theilen sich später der Längsaxe des Astes parallel, noch später treten Theilungen nach verschiedenen Richtungen ein; es entstehen so Gruppen von Gonidien in ziemlich bedeutender Entfernung vom Scheitel des Astes. Die dünnen Hyphen reichen bei unserer Abbildung bis an die Scheitelzelle, in anderen Fällen hören sie schon weit unterhalb des Scheitelgonidiums auf; auch sind es nur wenige einzelne Fäden, welche dem Längenwachsthum des Astes folgen, indem sie innerhalb der Gallerthülle, die offenbar von den Gonidien erzeugt wird, fortwachsen; erst ziemlich weit hinter dem Scheitel des Astes treiben die Hyphen Seitenzweige, welche zwischen die Gonidien und Gonidiengruppen eindringen, indem sie die verschwommene gallertartige Zellhautmasse derselben durchwachsen. So wird also die ganze Form des Astes, sein Längen- und Dickenwachsthum von den Gonidien bestimmt; die Hyphen bewirken bei ihrer geringen Zahl und Feinheit kaum irgend eine wesentliche Aenderung sowohl in den äusseren Umrissen als in der inneren Structur des Astes. Auch bei der Anlage der seitlichen Thalluszweige von Ephebe pubescens tritt diess deutlich hervor; eines der äusseren Gonidien verlängert sich quer zur Axe des Astes und wird zur Scheitelzelle eines Thalluszweiges, indem es durch Quertheilungen Gliederzellen erzeugt, wie bei *a* in Fig. 183 zu sehen ist; Zweige der dort verlaufenden Hyphen wenden sich nach derselben Richtung und verhalten sich bezüglich der neuen Scheitelzelle so, wie es oben von der des Hauptastes angegeben wurde. Das ganze Wachsthum der Ephebe gleicht vollkommen dem einer Alge (etwa eines Sirosiphon), deren gallertartig erweichte Zellwände eine hyaline Grundsubstanz bilden, in welcher die grünen Zellkörper (hier Gonidien) eingebettet sind und in welcher die Hyphen, wie die eines parasitischen Pilzes fortwachsen und sich verzweigen; bei anderen anomalen Flechten tritt dieses Verhältniss, wie z. B. bei Coenogonium, noch auffallender hervor. — Aehnlich wie Ephebe pubescens bildet auch Usnea barbata (eine typische Strauchflechte) einen vielfach verzweigten strauchartigen Thallus; die Thalluszweige verlängern sich auch hier durch Scheitelwachsthum (vergl. Fig. 184 *A*); dieses wird aber nicht wie bei Ephebe durch die Gonidien, überhaupt nicht durch eine einzige Zelle vermittelt, sondern die beinahe parallel verlaufenden, am Scheitel zusammenneigenden Hyphen des Astendes verlängern sich, jede für sich, durch Scheitelwachsthum ihres Endgliedes und bewirken so gemeinschaftlich das Längenwachsthum am Scheitel des Thallusastes, dem weiter rückwärts ein intercalares Wachsthum durch intercalare Verlängerung und durch Einschiebung von Hyphenzweigen nach verschiedenen Richtungen folgt. Die Hyphen liegen so dicht beisammen, dass sie eine compacte interstitienfreie Masse bilden; erst weiter rückwärts vom Astscheitel differenzirt

sich das Hyphengewebe in eine sehr dichte Rinde allseitig verwebter Fasern, einen axilen Strang längsläufiger dicht gedrängter Fäden und eine lockere mit luftführenden Interstitien versehene Schicht (das Mark). Da wo hinter dem Scheitel diese Differenzirung des Hyphengewebes beginnt, endigt auch die Gonidienschicht; diese besteht aus kleinen, rundlichen, grünen Zellen, die ihrer Vermehrung durch Theilung entsprechend, kleinere Gruppen bilden; diese Gruppen selbst aber liegen in einer mantelförmigen Schicht, zwischen Mark und Rinde (vergl. den Querschnitt *B*). Hinter dem fortwachsenden Scheitel des Thallusastes liegen nur einzelne Gonidien, durch deren Theilung die Gonidienschicht später zellenreicher wird. — Es ist nun ersichtlich, dass bei Usnea barbata das Längenwachsthum, das Dickenwachsthum und die innere Differenzirung des Gewebes ganz auf Rechnung der Hyphen zu setzen ist, dass die Gonidien wie eine fremdartige Beimengung in dem Hyphengewebe sich verhalten. Dem entsprechend geht auch die Bildung neuer Zweige von den Hyphen und nicht von den Gonidien aus. Die Verzweigung kann dichotomisch sein; in diesem Falle neigen sich die Scheitelzellen der Hyphen zweien neben einander liegenden Puncten zu und wachsen dann in entsprechenden Richtungen fort, so dass die beiden gleichen Gabeläste einen spitzen Winkel bilden; Adventiväste entstehen seitlich hinter dem Thallusende, indem die Rindenfasern einen neuen Scheitel bilden und auswärts fortwachsen; hinter dem Scheitel des Astes finden sich auch die Gonidien ein; die Basis des Astes sendet Markfasern und einen axilen Strang in den Mutterast, so dass die homologen Gewebeformen beider sich verbinden. — Das Wachsthum der Usnea kann, abgesehen von Nebendingen, verglichen werden mit dem mancher Pilze, z. B. des sogen. Stromas der Xylarien, die Gonidien treten hier als ein dem Gestaltungsprocess des Ganzen untergeordnetes Element hinzu. — Bei manchen Krustenflechten bildet der Thallus überhaupt keine bestimmten Umrisse, es kommt zu keiner äusseren Gliederung, im bisherigen Sinne; der Thallus erscheint als ein ziemlich unregelmässiges Convolut von Gonidienhaufen und dazwischen hinwachsenden Hyphen. Bei anderen Krustenflechten (wie Sporastasia morio, Rhizocarpon subconcentricum, Aspicilia calcarea) bildet der Thallus gelappte Scheiben, die am Rande centrifugal fortwachsend sich ausbreiten; der fortwachsende Rand besteht ganz allein aus Hyphengewebe, in welchem erst weiter einwärts (näher dem Centrum) an einzelnen isolirten Stellen Gonidienhaufen auftreten, die sich nach und nach verbreitern; im Umfang dieser mit Gonidien versehenen Stellen wird das Rindengewebe eingekerbt; es entsteht so der Anschein, als ob auf einem faserigen Substrat (dem sogen. Hypothallus) isolirte schuppenförmige Stücke eines echten Flechtenthallus entständen (vergl. Schwendener in Flora, 1865, No. 26).

Betrachten wir nun die beiden Formelemente des Flechtenthallus jedes einzeln für sich.

Die Gonidien gleichen in jeder Hinsicht echten Algenzellen vollkommen und zwar gleichen die Gonidien verschiedener Flechten verschiedenen Algengattungen, sowohl in ihrer Färbung wie in der Art und Weise ihrer Zelltheilungen und in anderen Eigenthümlichkeiten. Nach dem gegenwärtigen Stande der Forschung lassen sich bereits sechs verschiedene Arten von Gonidien unterscheiden, die ihrerseits ebenso vielen Algengattungen entsprechen.

Bei den Gattungen Coenogonium und Cystocoleus gleicht der Thallus einer

verästelten und gegliederten Fadenalge (Conferve), deren Zweige mit einer Scheitelzelle fortwachsen; diese den Gonidien anderer Flechten entsprechenden Zellen sind gleich denen der Conferven reihenförmig unter sich verbunden, ihre Wände sind derb, ihr Inhalt grün; bei Coenogonium sind diese confervenähnlichen Fäden zu einem flachen Körper verfilzt, bei Cystocoleus bilden sie aufrechte Räschen; jeder Faden ist umgeben von einer Schicht längsläufiger, septirter Hyphen, die ihm fest anliegen. Bei Cystocoleus sind dieser Hyphen an einem Faden nur 5—6, haben derbe, dunkelbraune Wände farblosen Inhalt und bilden einegeschlossene Hülle um den die Gonidienreihe darstellenden Confervenfaden; bei Coenogonium sind die Hyphen zarter, dünner, farblos und umspinnen die grünen Zellen netzartig. Eine Zellenhülle ist bei Beiden nicht vorhanden. (Vgl. De Bary a. a. O.)

Einen zweiten Typus der Gonidienbildung haben wir bereits an Ephebe pubescens kennen gelernt; dahin gehören auch Ephebella, Gonionema, Spilonema; auch hier, wie bei den vorigen bilden die Gonidien den eigentlichen Körper der Flechte, die Hyphen erscheinen wie die eines sie überspinnenden und zwischen sie eindringenden parasitischen Pilzes; die Gonidien gleichen hier in ihrem Wachsthum gewissen Formen der Algenabtheilung: Nostocaceen (Sirosiphon, Scitonema; De Bary a. a. O.); sie enthalten gleich diesen nicht reines Chlorophyll, sondern Phycochrom (ein Gemenge von Chlorophyll mit anderen Farbstoffen).

Bei verschiedenen Krustenflechten (Pyrenula nitida und den Graphideen) bestehen die Gonidien nach De Bary ebenfalls aus verzweigten Zellreihen, welche unter Theilungen der Endzelle in die Länge wachsen, und der Algengattung Chroolepus, zumal der Species Chr. umbrinum vollkommen gleichen. Die Zellen sind im Allgemeinen tonnenförmig, in der Mitte ausgebaucht, an den Querwänden verengt, oft unregelmässig geformt; sie haben eine dünne, derbe Cellulosehaut, welche einen durch Chlorophyll gelbgrün gefärbten Protoplasmakörper umschliesst, in dessen Mitte rothgelbe oder rothbraune Oeltropfen zerstreut liegen; letztere nehmen zuweilen den ganzen Zellraum ein. Bei den steinbewohnenden Formen (Lecanactis illecebrosa, Arthonia impolita) stehen die Gonidienketten schräg oder senkrecht zur Oberfläche des Substrates, allenthalben umsponnen von dünnen, farblosen, verzweigten Hyphen; der ganze Thallus besteht ausschliesslich aus diesem Gemenge von Chroolepusartigen Gonidien und den sie umspinnenden Hyphen, ohne Differenzirung in verschiedenen Schichten; er bildet einen zarten, centrifugal wachsenden Ueberzug auf dem Substrat. Bei Graphis scripta, Opegrapha varia und anderen rindebewohnenden Formen ist dieses Gewebe von Gonidienketten und Hyphen zwischen den äusseren Peridermlagen der Baumrinde ausgebreitet, sie drängen sich zwischen die Schichten und einzelnen Zellen der Periderms ein. Der Thallus von Pyrenula nitida ist ebenso unterrindig, aussen von einer festen Lage von Periderm bedeckt, sein dichtes Hyphengeflecht dringt zwischen die Schichten dieses Gewebes ein und drängt sie auseinander; seine Gonidienketten sind fast lückenlos verflochten zu ausgedehnten, mächtigen, nur wenige Hyphen umschliessenden unter der Oberfläche liegenden Gruppen und Lagern.

Die Gonidien der zu den Gallertflechten gehörigen Collemaceen sind rund, reihenweise, perlschnurartig geordnet, von spangrüner homogener Färbung des Inhaltes; einzelne Zellen einer Reihe sind grösser und fast farblos; diese Gonidienschnüre sind in jeder Beziehung identisch mit denen der Algengattung Nostoc;

wie bei dieser liegen sie in einer zähen Gallert; die ganze Flechte, wenigstens in ihren jüngeren Zuständen gleicht einem Ballen oder Lappen von Nostoc, zwischen dessen Zellenschnüre dünne verzweigte Pilzfäden in der Gallert hinwachsen.

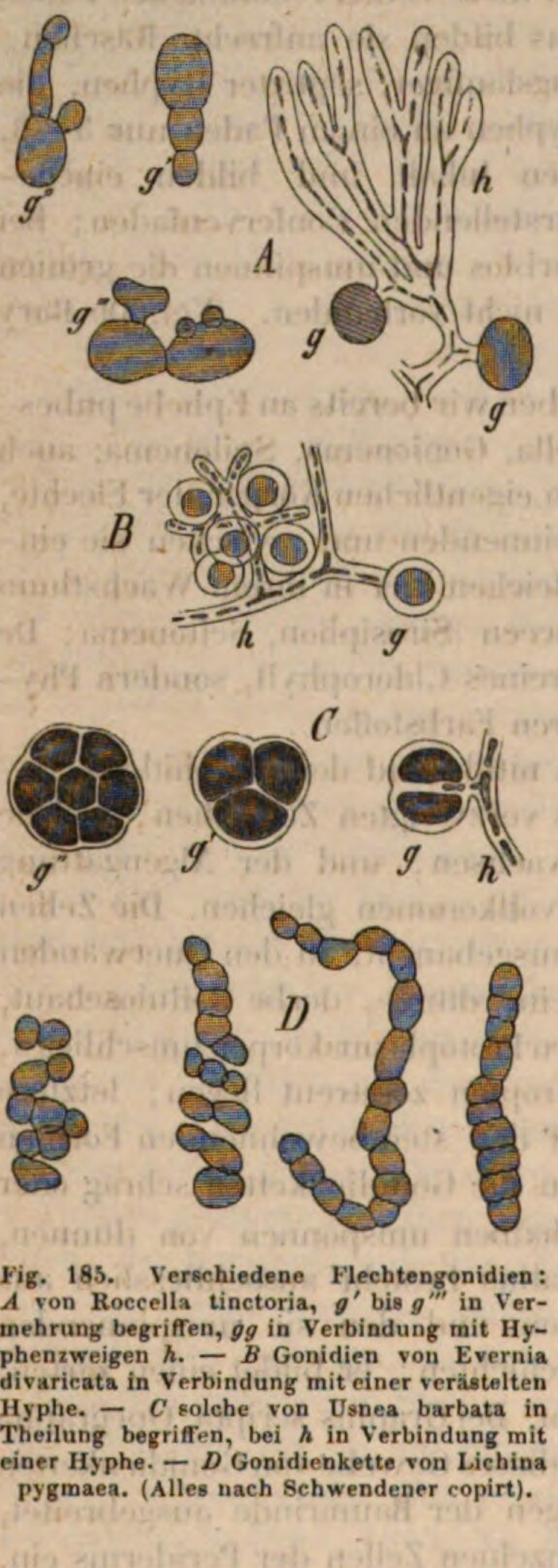


Fig. 185. Verschiedene Flechtengonidien: *A* von Roccella tinctoria, *g'* bis *g'''* in Vermehrung begriffen, *gg* in Verbindung mit Hyphenzweigen *h*. — *B* Gonidien von Evernia divaricata in Verbindung mit einer verästelten Hyphe. — *C* solche von Usnea barbata in Theilung begriffen, bei *h* in Verbindung mit einer Hyphe. — *D* Gonidienkette von Lichina pygmaea. (Alles nach Schwendener copirt).

Der Algengattung Gloeocapsa sind die Gonidien von Peltigera, Sticta u. a. ähnlich, sowohl in der spangrünen Färbung des Protoplasmakörpers als auch in der Art der Theilungen, die hier nach allen Richtungen erfolgen, wobei die Zellhäute der Mutterzellen, sich stark verdickend, die Tochterzellen einschliessen, so dass die in einander eingeschachtelten Generationen von rundlichen Zellen familienweise vereinigt bleiben (Vergl. Fig. 181).

Bei der grossen Mehrzahl der heteromeren Flechten sind die Gonidien rundliche Zellen, deren ziemlich dünne Wandung als Cellulose reagirt, deren Inhalt durch Chlorophyll gleichmässig und freudiggrün gefärbt ist. Sie vermehren sich durch Theilungen nach verschiedenen Richtungen, kugelige Gruppen bildend oder sich vereinzelnd (Fig. 185 *B*, *C*.). Sie gleichen darin manchen Algen aus den Abtheilungen der Protococcaceen und Palmellaceen. Für die Gonidien der Flechten Physcia parietina, Cladonia, Evernia haben Famintzin und Boranetzky (s. unten) die Identität mit der Algengattung Cystococcus dargethan.

Manche andere Gonidienformen, wie die von Roccella tinctoria (Fig. 185 *A*.) lassen sich noch nicht mit bestimmten Algenformen vergleichen.

D i e H y p h e n des Flechtenthallus gleichen denen der Pilze in jeder Hinsicht; wo sie in überwiegender Masse, den Gonidien gegenüber, auftreten, da bilden sie ein Hyphengewebe, welches dem der Pilze ebenfalls gleicht, und ähnliche Differenzirungen in verschiedenen Schichten erfährt.[1]) Bei den heteromeren Flechten enthält das Markgewebe zwischen den locker verfilzten Hyphen viele lufterfüllte Zwischenräume, während sie in der Rinde dicht zusammenschliessen und gewöhnlich ein Pseudoparenchym darstellen, ähnlich wie in den Hautschichten der Peridien und anderer Fruchtkörper grösserer Schwämme. So wie bei diesen ist

1) Ueber die Gewebebildung, die Art des Wachsthums der Hyphen und ihre Beziehung zur äusseren Gliederung sind Schwendeners citirte klassische Arbeiten zu vergleichen; einer kurzen Behandlung sind diese Verhältnisse jetzt noch nicht zugänglich.

auch hier häufig oxalsaurer Kalk in Körnchen auf den Hyphen äusserlich aufgelagert; es ist dies vorzugsweise bei den Krustenflechten der Fall. Die äusserlich wahrnehmbare Färbung des Flechtenthallus, der bald farblos, bald grün, gelb, roth, braun erscheint, rührt nicht immer von den Gonidien her; die weisse oder weissliche Färbung entsteht durch den Reflex des Lichtes an den zahlreichen lufterfüllten Räume mancher Flechtengewebe, oft sind die Zellhäute der äusseren Schichten des Hyphengewebes dunkelbraun, schwarz gefärbt, in vielen anderen Fällen sind aber organische Stoffe in Form gelber oder rother Körnchen zwischen die Hyphen (nicht in deren Lumen) eingelagert. — Die Gallerte der Gallertflechten ist wahrscheinlich immer ein Product der Gonidien; die Zellhaut der Hyphen selbst ist aber mit Wasser ebenfalls ziemlich stark quellungsfähig und in diesem Zustande meist schlüpfrig, geschmeidig. Die Hyphen mancher Flechten wie Cetraria islandica, Sphaerophoron coralloides geben in kochendem Wasser eine amorphe, schleimige Gallert (Flechtenstärke), die bei den genannten Gattungen mit Iod blau wird (bei anderen, wie Sticta pulmonacea nicht). An den Wandungen der frischen oder vorher mit geeigneten Reagentien behandelten Hyphen bringt Iod oder Iod mit Schwefelsäure nur in seltenen Fällen blaue Färbung hervor, meist bleiben sie farblos oder werden gelblich; die Fruchtschläuche in den Hymenien aber (s. unten) färben sich schon mit Iod allein sofort blau. Die Häute der chlorophyllgrünen Gonidien färben sich mit energischer wirkenden Iodreagentien gewöhnlich schön blau oder violett, die der blaugrünen Gonidien bleiben meist farblos.

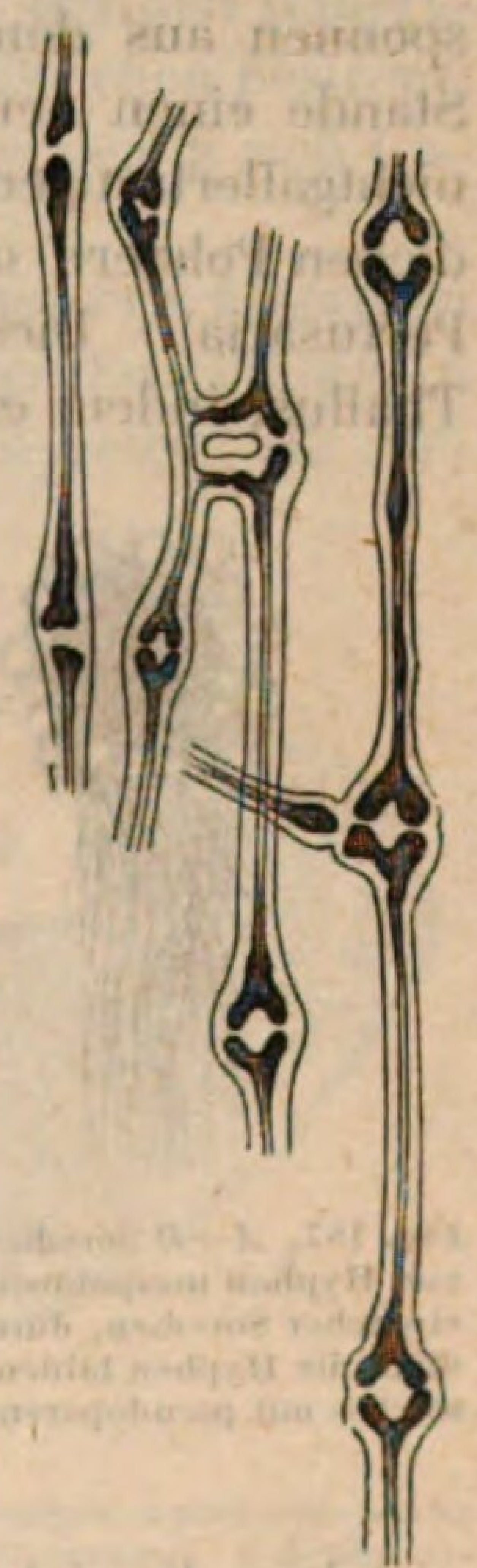


Fig. 186. Aus dem Medullarstrang von Usnea barbata isolirte Hyphen, der Inhalt derselben durch Iod dunkelbraun gefärbt (nach Schwendener).

Der Zusammenhang von Hyphen und Gonidien innerhalb des Thallus ist vielfach untersucht worden, ohne dass man bisher zn einem befriedigenden Abschluss gekommen wäre. Sieht man einstweilen von der Frage der Entstehung des Einen aus dem Anderen ab, so ist es gewiss, dass man bei Gallertflechten, laubigen und Strauchflechten mit heteromerem Thallus, zuweilen Zweigenden der Hyphen an Gonidien angewachsen findet (Fig. 185 *A*, *B*, *C*). Man neigt sich seit mehreren Jahren der Ansicht zu, dass hierdurch zugleich ein genetisches Verhältniss beider ausgesprochen sei, dass das Gonidium durch kugelige Anschwellung eines Hyphenzweigendes entstehe, dass sich in ihm, abweichend von den übrigen Zellen der Hyphe Chlorophyll und anderer Farbstoff ansammeln, dass endlich das so entstandene Gonidium später selbständig werde, sich durch Theilungen vermehre. Allein die entscheidenden Entwickelungsstadien, die über dieses genetische Verhältniss Aufschluss geben könnten, sind nicht oder nicht mit hinreichender Sicherheit beobachtet und jedenfalls ist es bei der Untersuchung schon für einen glücklichen Zufall zu halten, wenn es gelingt, überhaupt jene Verwachsung eines Hyphenzweiges mit einem Gonidium zu finden; tausende von Gonidien zeigen keine derartige Verbindung mit Hyphen, sondern liegen ganz frei zwischen ihnen; das angedeutete genetische Verhältniss würde ohnehin bei den algenähnlichen Formen (Ephebe, Coenogonium u. a.) kaum annehmbar er–

scheinen. Jedenfalls ist gegenwärtig noch die Ansicht ebenso berechtigt, wonach jene anatomischen Befunde überhaupt nichts über die Entstehung der Gonidien aus Hyphenzweigen aussagen, sondern einfach dahin zu deuten sind, dass Gonidienzweige mit bereits vorhandenen Gonidien einfach verwachsen, indem ihre Wand sich dicht an diese anlegt und die Grenzlinie Beider verschwindet.[1] Aus Gründen, die unten noch vorzuführen sind, ist es wichtig daran festzuhalten, dass die Thatsache des innigen Zusammenhanges eines Gonidiums mit einer Hyphe noch nicht zu der Annahme berechtigt, als sei Eines aus dem Anderen entstanden.

2. Fortpflanzung der Flechten. Den Brutknospen anderer Kryptogamen entsprechen in ihrer physiologischen Bedeutung die Soredien der Flechten. Ein Gonidium oder eine Gruppe von Gonidien, die von einer Anzahl Hyphen umsponnen aus dem Thallus ausgestossen wird, heisst ein Soredium und ist im Stande einen neuen Flechtenthallus zu erzeugen. Die Soredien treten bei den nichtgallertartigen Flechten als feines Pulver aus dem Thallus hervor, zuweilen in dicken Polstern oder Wülsten (Usnea, Ramalina, Evernia, Physcia, Parmelia, Pertusaria). Diese Soredien entstehen in der Gonidienschicht des heteromeren Thallus, indem einzelne, oft zahlreiche Gonidien von Hyphenzweigen umsponnen

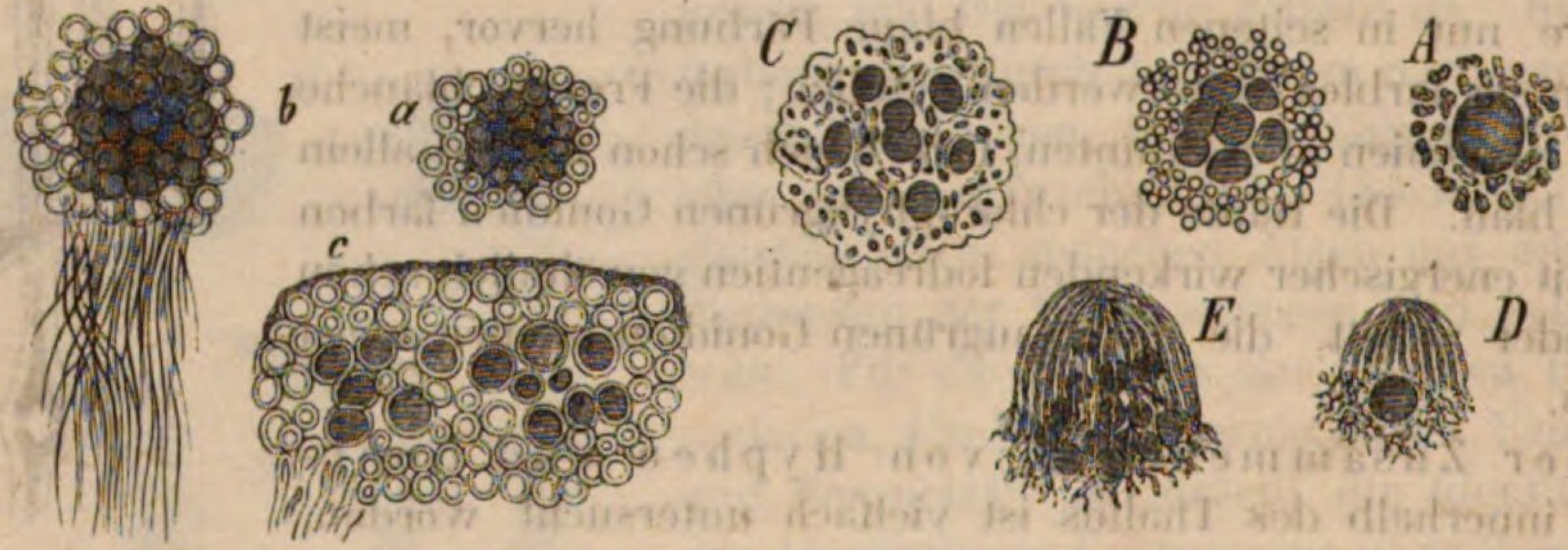


Fig. 187. *A—D* Soredien von Usnea barbata; *A* ein einfaches Soredium, bestehend aus einem Gonidium, welches von Hyphen umsponnen ist; *B* ein Soredium, dessen Gonidium sich durch Theilung vermehrt hat; *C* eine Gruppe einfacher Soredien, durch Eindringen der Hyphen zwischen die Gonidien entstanden. — *D* und *E* keimende Soredien, die Hyphen bilden einen Scheitel, die Gonidien vermehren sich; — *a—c* Soredien von Physcia parietina: *a* ein solches mit pseudoparenchymatischer Hülle; *b* die Hülle erzeugt Haftfasern; *c* ein junger Thallus, der aus einem Soredium entstanden ist (500). Nach Schwendener copirt.

werden, die sich ihnen dicht anschmiegend, eine Faserhülle bilden. Nach Schwendeners Untersuchungen, denen man die genauere Kenntniss der Soredien verdankt, scheint es, dass sie sich gewöhnlich da bilden, wo Gonidien mit Hyphenzweigen des Thallus verwachsen sind; das betreffende Gonidium theilt sich wiederholt, die Hyphenzweige dringen, den Theilzellen dicht angeschmiegt, zwischen diese ein, so dass jede einzelne ihre Umhüllung erhält. Indem dieser Vorgang sich oft wiederholt, häufen sich die Soridien in der Gonidienzone stark an, bis endlich die Rinde zerreisst; auf diese Weise entleert, können sich die Soredien auch noch ausserhalb des Thallus vermehren. Unter günstigen Bedingungen aber wächst entweder das einzelne (einfache) Soredium oder eine

1) Meine vor 13 Jahren mitgetheilte Ansicht, wonach auch Hyphen aus Gonidien herauswachsen könnten, beruht ebenfalls nur auf dem anatomischen Befunde eines innigen Zusammenhanges von Hyphenenden mit Gonidien, sie war nicht mehr, aber auch nicht weniger berechtigt, als die herrschende entgegengesetzte Ansicht.

Mehrzahl von solchen zu einem Thallus heran (Fig. 187 *D, E, a—c*). Dies kann, wie bei Usnea barbata (nach Schwendener) auch schon zu der Zeit stattfinden, wo das Soredium noch in dem mütterlichen Thallus festsitzt; indem es nun zu einem neuen Thallus auswächst, erscheint dieser als Ast (Soredialast) von jenem. — Von diesen echten Soredien der heteromeren Flechten weichen die der homoeomeren in einer ihrer verschiedenen Thallusstructur entsprechenden Weise ab. Unter den Graphideen kommen nach De Bary bei Opegrapha varia und ähnlichen Rindenbewohnern auf der Oberfläche des Thallus oft mehr oder minder zahlreiche feine, rothbraune Gonidien oder kurze Gonidienketten vor, welche von einzelnen Hyphen umsponnen sind; derartige Gonidien sind vorzugsweise von dem rothbraunen, oben erwähnten Oel erfüllt. Ihr Freiwerden erklärt sich leicht durch die allmähliche Abschuppung der den Thallus bedeckenden Peridermlagen. — Bei den Gallertflechten erscheint der Thallus oft mit kleinen rundlichen Gallertkörnchen bestreut, die als Auswüchse des Thallus zu betrachten sein dürften und in denen sich Gonidienketten nebst Hyphen vorfinden.

Die Sporenbildung der Flechten findet in eigenthümlichen Fruchtkörpern statt, die als Apothecien bezeichnet werden; sie gleichen den Fruchtkörpern der Discomyceten oder in anderen Fällen denen mancher Pyrenomyceten; sie entstehen im Inneren des Thallusgewebes und treten erst später über dessen Oberfläche hervor um ihre Hymenialschicht entweder frei und flach auszubreiten (gymnocarpe Flechten), oder doch durch eine Oeffnung die Sporen nach aussen zu entlassen (angiocarpe Flechten). — Bei allen Flechten ohne Ausnahme wird die erste Anlage des Apotheciums und alle wesentlichen Theile desselben ausschliesslich von dem Hyphengewebe erzeugt; es ist allein der pilzähnliche Theil des Thallus, der die pilzartige Fructification bildet; die Gonidien betheiligen sich dabei gar nicht oder nur in ganz secundärer Weise, insofern das Thallusgewebe sammt seinen Gonidien das Apothecium wallartig umwächst, es gewissermassen einhüllt (wie bei Fig. 188) oder unterhalb des Apotheciums wuchert und dieses wie auf einem Stiele über den umgebenden Thallus emporhebt. — Die endogene Anlage des Apotheciums findet nur bei Coenogonium und ähnlichen Formen eine Ausnahme, wo, wie aus dem oben Gesagten erhellt, eine solche überhaupt nicht möglich ist; gerade diese Formen zeigen, wie aus Schwendeners Untersuchungen bekannt, besonders deutlich, dass der Fruchtkörper der Flechten ausschliesslich dem pilzartigen Hyphengewebe angehört.

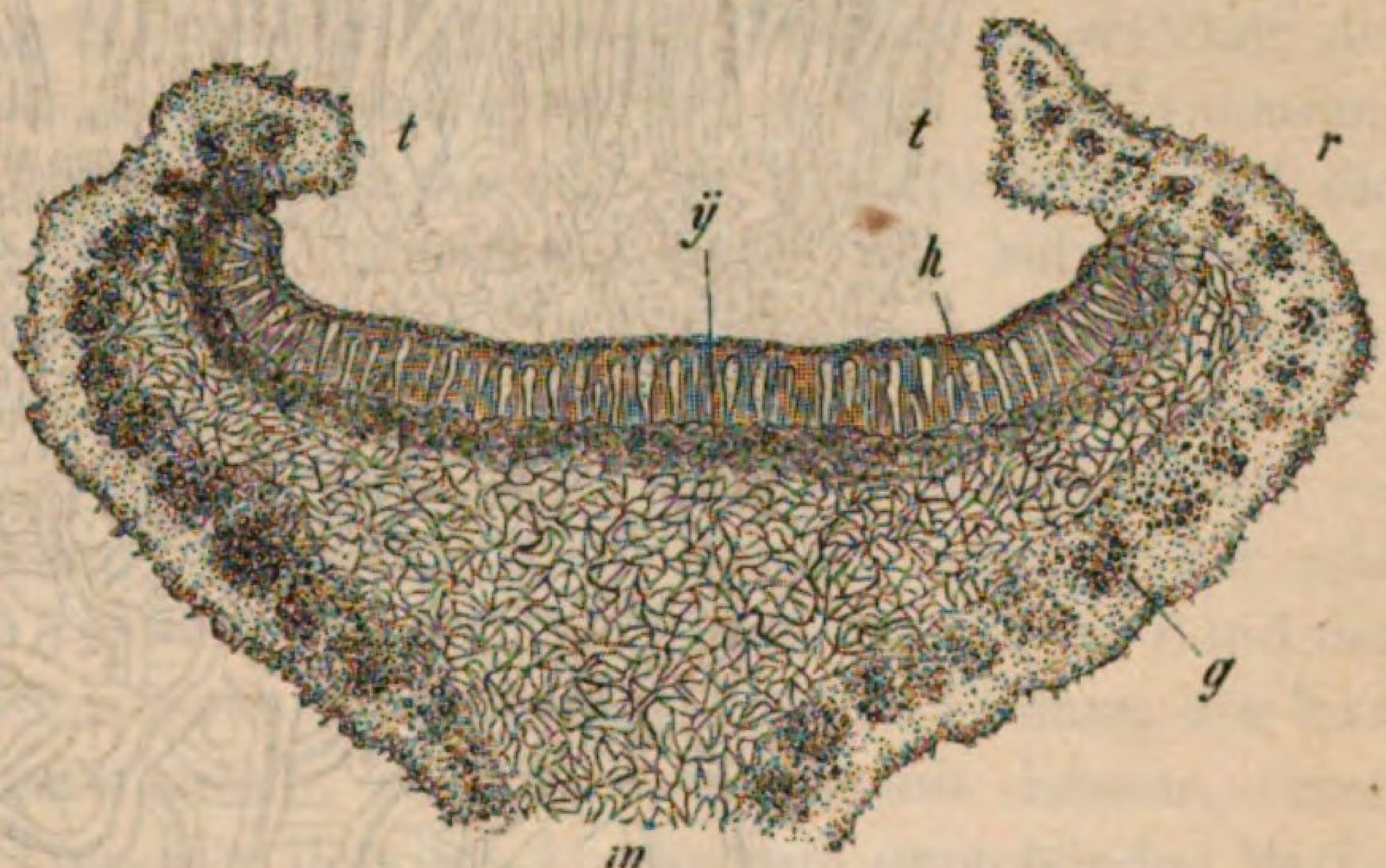


Fig. 188. Senkrechter Durchschnitt des gymnocarpen Apotheciums von Anaptychia ciliaris, etwa 50mal vergr. *h* das Hymenium, *y* Subhymenialschicht (und Excipulum); alles übrige gehört zum Thallus, dessen Markschicht *m*, Rinde *r*, Gonidien *g*; bei *t t* bildet der Thallus einen napfartigen Rand um das Apothecium.

Die Entwickelungsgeschichte des Apotheciums stellt der Untersuchung grosse

Schwierigkeiten entgegen und ist in mehr als einem Puncte noch unklar.[1]) Die erste Anlage findet bei den heteromeren Flechten unterhalb der Rindenschicht, im unteren Theil der Gonidienzone oder bei manchen Krustenflechten in dem tiefsten, dem Substrat unmittelbar angrenzenden Theil des Thallus statt; bei dem homöomeren Gallertflechten und Ephebe unterhalb der Oberfläche des Thallus. Die erste Anlage des gymnocarpen Apotheciums ist bei den heteromeren Flechten ein sehr kleiner, rundlicher Knäuel ordnungslos verflochtener Hyphen, auf dessen Aussenseite sehr frühe schon ein Büschel zarter Hyphen, die ersten Paraphysen,

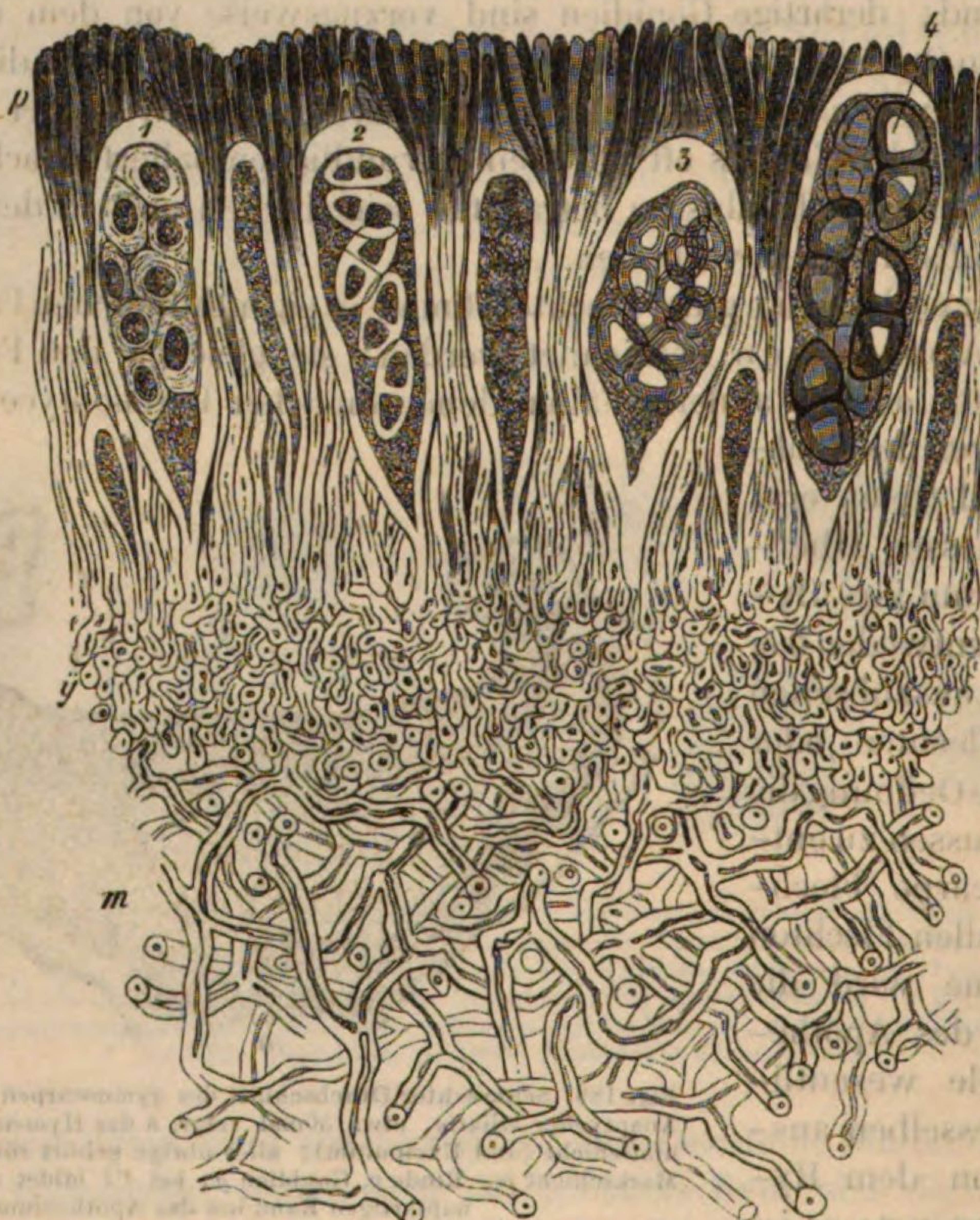


Fig. 189. Anaptychia ciliaris; ein kleiner Theil des Apotheciums im senkrechten Durchschnitt (550); *m* die Markschicht des Thallus; *y* das Hypothecium (sammt der Subhymenialschicht); *p* die Paraphysen des Hymeniums, deren obere Enden gebräunt sind; dazwischen die Asci in verschiedenen Entwickelungsgraden; bei 1 die jungen noch nicht septirten Sporen, 2—4 weitere Entwickelung der Sporen; das Protoplasma, in welches diese eingelagert sind, ist durch Eintrocknung der Flechte vor der Präparation zusammengezogen.

sich erhebt. Als Excipulum bezeichnen die genannten Forscher eine äusserste Fadenschicht dieses Knäuels, welche das Paraphysenbüschel umgiebt und oben (nach aussen) geöffnet ist. Das weitere Wachsthum der Apotheciumanlage wird nun dadurch bewirkt, dass das Excipulum durch Einschiebung neuer Fasern seinen Umfang vergrössert, während neue Paraphysen zwischen den vorhandenen und im Umfang des Büschels hervorwachsen; der Neubildung dieser Elemente

1) Das Folgende nach De Bary's Darstellung seiner eigenen und der Untersuchungen von Schwendener und Fuisting.

folgt unmittelbar ihre Ausdehnung. Das Wachsthum wird zuerst in der Mitte des Apotheciums vollendet, am Umfang dauert es längere Zeit fort, oft noch nach dem Hervortreten des Apotheciums über die Thallusoberfläche. Die Mutterzellen der Sporen, die Asci, entstehen nach Schwendener und Fuisting in eigenthümlicher Weise. »Schon in dem jugendlichen Knäuel und zwischen den ersten Anlagen der Paraphysen sieht man dickere protoplasmareiche, querwandlose Hyphen mit zahlreichen Verzweigungen zwischen die übrigen eingeflochten; aufrechte, zwischen die Paraphysenenden sich einschiebende Astenden dieser Hyphen werden zu den keulenförmigen Ascis, — daher Schlauchfasern, Schlauchhyphen. Die Schlauchfasern sind von den Paraphysen besonders leicht zu unterscheiden dadurch, dass sich ihre Membran, nach Einwirkung von Kali, durch Iod blau färbt, während die jener farblos bleibt. Schon frühe verschwinden sie aus dem unteren Theil der Apotheciumanlagen und bleiben nur in einer schmalen Schicht erhalten, welche der Oberseite des Apothecium parallel läuft und da liegt, wo die unteren Enden der reifen Asci befestigt sind; in dieser Schicht verästeln sie sich in centrifugaler Richtung in dem Maasse als der Rand des Excipulums wächst und senden neue Asci zwischen die neuen Paraphysen. Die ersten Asci treten im Centrum des Apotheciums auf; ein genetischer Zusammenhang zwischen den Schlauchfasern und den übrigen Hyphen ist nach Schwendener nicht zu finden, beide bilden gesonderte, nur durcheinander geflochtene Systeme«. Die Schicht in welcher die Schlauchfasern verlaufen wird als Subhymenialschicht bezeichnet; das Hymenium selbst besteht aus den Paraphysen und den Ascis. Als Hypothecium wird die durch späteres Wachsthum oft mächtig entwickelte unter der subhymenialen Schicht liegende Fasermasse bezeichnet; sie besteht aus Hyphen, deren Aeste im Hymenium als Paraphysen endigen und aus den Resten des primären Knäuels; sie ist im fertigen Zustand von dem Excipulum kaum noch zu unterscheiden. — Das sich vergrössernde Apothecium wölbt sich später immer mehr hervor und durchbricht die sie bedeckende Thallusschicht, das Hymenium und der Rand des Excipulums treten über die Thallusfläche hervor, oder die den Umfang des Excipulums umgebende Thallusmasse erhebt sich und wächst mit diesem, einen napfartigen Rand bildend fort. Zwischen den das Apothecium umgebenden Markhyphen treten bei vielen Flechten später zahlreiche Gonidien auf, so dass eine Gonidienzone unter dem Apothecium hinläuft. Bei Peltigera und Solorina ist schon das junge Apothecium flächenförmig ausgebreitet, seine Paraphysen ragen senkrecht gegen die Thallusfläche empor und die sie bedeckende Thallusschicht wird endlich als dünner Schleier abgehoben und zerstört. Bei Baeomyces, Calycium u. a. entwickelt sich die Basalportion der Hypotheciums zu einem hohen Stiel, der das Apothecium trägt.

Das Apothecium der angiocarpen Flechten ist in seiner Entwickelung und im fertigen Zustand dem Perithecium der Xylarien (p. 235) so ähnlich, dass hier eine eingehendere Beschreibung unterbleiben kann.

Die keulenförmigen Sporenschläuche der Flechten gleichen in jedem wesentlichen Punct denen der Pyreno- und Discomyceten; ihre Wandung ist oft sehr dick und quellungsfähig; die Sporen (Fig. 189) entstehen wie dort simultan durch freie Zellbildung, indem ein oft bedeutender Theil des Protoplasmas unverbraucht bleibt. Die normale Zahl der Sporen ist 8; indessen zuweilen nur 1—2 (bei Umbilicaria, Megalospora), 2—3 oder 4—6 bei mehreren Pertusarien; in die Hun-

derte geht ihre Zahl in einem Schlauch bei Bactrospora, Acarospora, Sarcogyne. — Der Bau der Sporen ist sehr mannigfaltig dem der Ascomyceten im Allgemeinen gleich; sehr häufig sind sie septirt, mehrzellig; das Epispor meist glatt und oft verschieden gefärbt.

Die Sporen werden bei eintretender Durchfeuchtung des Hymeniums entleert; sie sind in der den Schlauch erfüllenden Flüssigkeit suspendirt und werden mit dieser durch den aufreissenden Scheitel des Ascus hinausgeschleudert, was wahrscheinlich durch den Druck der aufquellenden Paraphysen und der quellungsfähigen Haut des Schlauches selbst bewirkt wird.

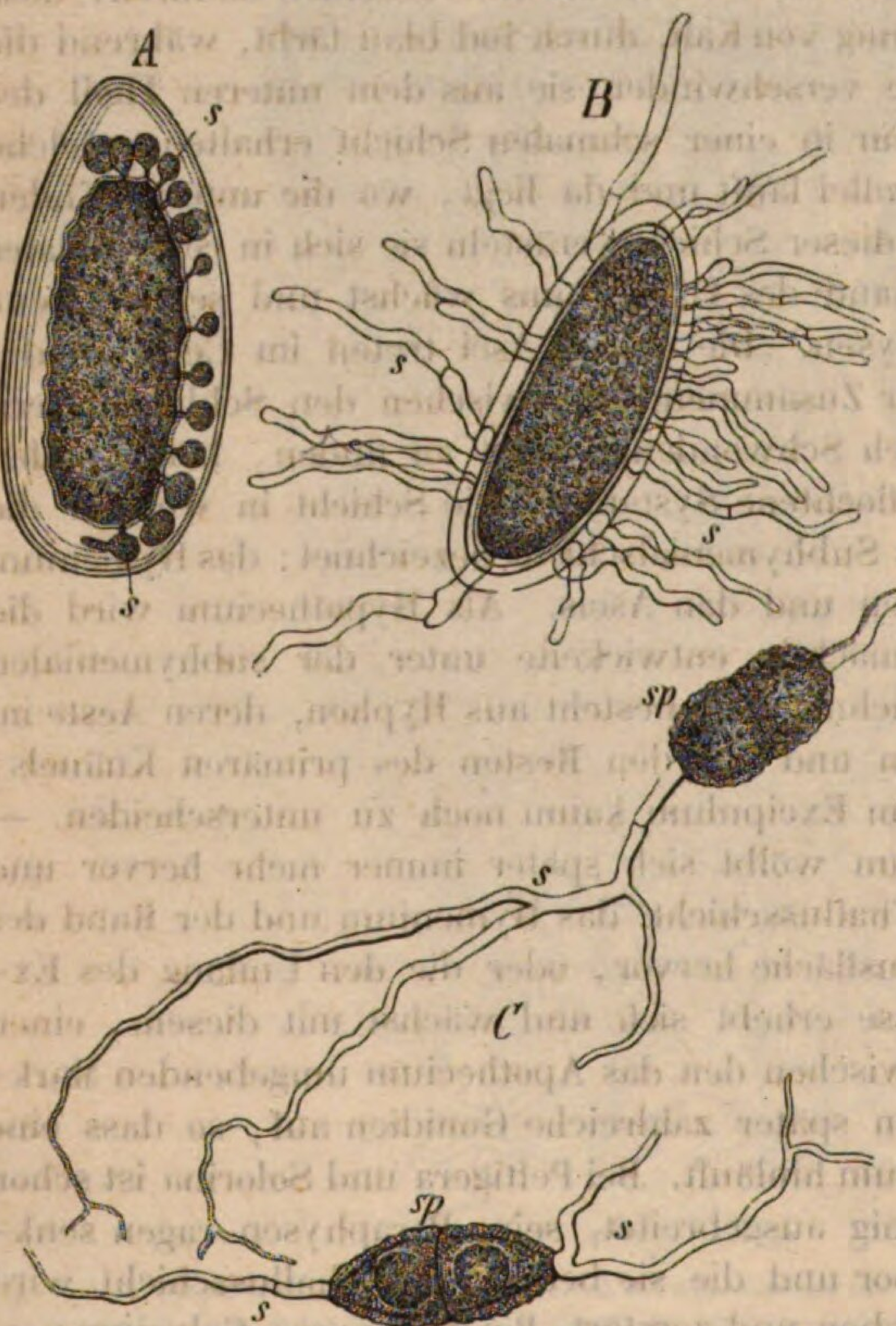


Fig. 190. Keimende Flechtensporen. *A* von Pertusaria communis, optischer Längsschnitt nach 34stündigem Liegen in Glycerin, *s* die Anfänge der Keimschläuche. — *B* Pertusaria lejoplaca, Spore mit zahlreichen Keimschläuchen (390) nach De Bary. — *C* keimende septirte Sporen von Solorina saccata (nach Tulasne).

Die Keimung der Flechtensporen besteht, wie bei den Pilzen, in dem Austreiben eines Hyphenschlauches aus dem Endosporium jeder Sporenzelle; die Hyphe verästelt sich und kriecht auf dem feuchten Substrat hin. Die Entstehung der ersten Gonidien ist niemals beobachtet worden, nur fanden sich zuweilen bei den Aussaaten Tulasne's auf dem Hyphengespinnst später Gonidiengruppen ein, selbst kleine Thallusanlagen wurden beobachtet, ohne dass aber der genetische Zusammenhang dieser mit den Keimschläuchen ersichtlich wurde. — Abweichend von allen übrigen ist die Keimung der sehr grossen Sporen einiger Gattungen: Megalospora, Ochrolechia und Pertusaria. Sie sind einfach, unseptirt, mit Oeltropfen dicht erfüllt (Fig. 190 *A*, *B*). Jede Spore treibt beim Keimen zahlreiche, bis 100 Keimschläuche, aus verschiedenen Theilen ihres Umfangs hervor. Die Bildung des einzelnen Schlauchs beginnt mit dem Auftreten einer von innen nach aussen sich erweiternden Höhlung im Endosporium, die sich mit einer sehr zarten Haut umgiebt und nach aussen schlauchförmig auswächst (Fig. 190 *A*, *B*).

Ausser den Apothecien mit keimfähigen Ascosporen sind bei den Flechten ähnlich wie bei den Ascomyceten auch Spermogonien allgemein verbreitet; gewöhnlich kommen sie auf demselben Thallus mit jenen vor; es sind Höhlungen im Thallus (Conceptacula), welche kugelig, flaschenförmig, oder hin und her ge-

wunden und mit den radial gestellten Sterigmen dicht ausgekleidet und fast erfüllt sind; von diesen Sterigmen werden die Spermatien in grosser Zahl abgeschnürt und durch eine feine Oeffnung des Spermogoniums entleert. — Zuweilen kommen auch Conceptacula vor, in denen auf Sterigmen grössere, mehr sporenähnliche Gebilde abgeschnürt werden, sie gleichen den Stylosporen der Ascomyceten; jene Behälter werden als Pycniden bezeichnet. Die Bedeutung dieser verschiedenen Gebilde ist ebenso wie bei den Pilzen unbekannt.

Geschlechtliche Verhältnisse, Copulation u. s. w. sind bei den Flechten noch nicht bekannt; wenn sie vorkommen, so dürfte man ihr Auftreten am ehesten dort vermuthen, wo sich im Thallus die Anlage eines Apotheciums bilden soll; es ist gegenwärtig die nächstliegende Vermuthung, dass das Apothecium selbst das Resultat eines Geschlechtsactes oder einer Copulation sei, ähnlich wie diess für die Entstehung des Fruchtkörpers der Pezizen nachgewiesen ist.

Der Flechtenthallus ist eine Combination algenähnlicher mit pilzähnlichen Formelementen; jene, die Gonidien, übernehmen offenbar die Assimilation der Nahrung, diese, die Hyphen, wachsen von den durch jene assimilirten Stoffen. Für einzelne Fälle ist nun nicht bloss die Aehnlichkeit, sondern geradezu die Identität der Gonidien mit bestimmten Algenarten nachgewiesen; so ist es unzweifelhaft, dass zwischen den Gonidienschnüren von Collema pulposum und Nostoc commune kein irgend wahrnehmbarer Unterschied vorhanden ist; die neuern Untersuchungen von Famintzin und Boranetzky (Mém. de l'Acad. impér. des sc. de St. Pétersbourg. S. VII, T. XI, No. 9) haben gezeigt, dass die Gonidien von Physcia parietina, Cladonia und Evernia furfuracea mit der Algengattung Cystococcus identisch sind; indem sie das Hyphengewebe durch fortgesetzte Maceration in Wasser zerstörten, bildeten sich die freigewordenen Gonidien weiter aus und erzeugten zahlreiche Schwärmsporen; endlich hat De Bary auf die völlige Uebereinstimmung der Gonidienketten der Graphideen mit der Algengattung Chroolepus hingewiesen. Diese Thatsachen, zusammengehalten mit dem eigenthümlichen Bau der Ephebe, Coenogonium und Verwandten haben zu verschiedenen Ansichten über das wahre Wesen der Flechten Anlass gegeben. Famintzin und Boranetzky betrachten den Cystococcus nicht als eine Alge, sondern nur als ein Entwickelungsstadium der betreffenden Flechtengonidien; über die Entstehung einer Flechte aus diesen ist aber nichts Näheres bekannt. Für das genetische Verhältniss der Gallertflechten, Ephebe u. a. zu den entsprechenden Algenformen hat De Bary (Handbuch II, 291) zwei Vermuthungen ausgesprochen: »Entweder sind die in Rede stehenden Lichenen die vollkommen entwickelten, fructificirenden Zustände von Gewächsen, deren unvollständig entwickelte Formen als Nostocaceen, Chroococcaceen bisher unter den Algen standen. Oder die Nostocaceen und Chroococcaceen sind typische Algen; sie nehmen die Formen der Collemen, Epheben u. s. w. an, dadurch, dass gewisse parasitische Ascomyceten in sie eindringen; ihr Mycelium in dem fortwachsenden Thallus ausbreiten und an dessen phycochromhaltigen Zellen öfters befestigen (Plectospora, Omphalarieen). Im letzteren Fall würden die in Rede stehenden Gewächse Pseudolichenen sein, vergleichbar den durch Schmarotzerpilze gleichsam umgeformten Phanerogamen, wie Euphorbia degener u. a. m.« Im Interesse der Sache halte ich es hier nöthig, eine mir mündlich von Herrn Prof. Schwendener im Sommer 1867 gemachte Mittheilung über diese Frage zu erwähnen; ihm ist es gelungen, direct zu beobachten, dass die Hyphen der Gallertflechten von aussen her in die betreffenden Gallertalgen eindringen, also Parasiten im Sinne der zweiten Vermuthung de Bary's sind. Auch fasste er in seiner mündlichen Mittheilung die von Famintzin und Boranetzky beobachtete Thatsache im Gegensatz zu diesen so auf, dass der Cystococcus in der That eine selbständige Alge ist, deren Gesellschaften von einem Pilze überwachsen werden und zu dessen Ernährung dienen. Ich glaube nicht zu irren, wenn ich annehme, dass Prof. Schwendener geneigt ist, diese Ansicht auf alle Flechten zu übertragen.

Zweite Gruppe.

Die Characeen[1]).

Classe 4.

Die Characeen.

Die Characeen sind untergetauchte, im Boden angewurzelte, aufrecht wachsende, chlorophyllreiche Wasserpflanzen, welche $^1/_{10}$ bis 1 Meter Höhe erreichen; sie haben einen sehr schlanken Wuchs, da sie bei dieser Höhe nur $^1/_2$ bis 2 Mm. dicke Stämme und Blätter bilden; bei einem algenähnlichen Habitus zeigen sie eine zarte Structur, die zuweilen durch Kalkablagerung auf ihrer Oberfläche mehr Festigkeit gewinnt. Sie leben herdenweise in meist dichtgedrängten Rasen am Grunde von Süsswasserseen, Gräben und Bächen; manche wachsen in tiefen, andere in seichten, manche in stagnirenden, andere in schnell fliessenden Gewässern; neben einjährigen Arten finden sich auch ausdauernde unter ihnen.

Bei der grossen Anzahl von Arten, welche über alle Welttheile verbreitet sind, herrscht dennoch eine so grosse Uebereinstimmung, dass sie sämmtlich in zwei Gattungen eingereiht werden können, die noch dazu mancherlei Uebergangsformen zeigen, während sie andererseits von allen anderen Pflanzenclassen so verschieden sind, dass wir sie als eine besondere Gruppe neben den Thallophyten und Muscineen aufführen müssen. Unter den Thallophyten würden sie sich am ehesten gewissen Algengruppen anschliessen, sie weichen aber von allen Thallophyten durch die Form ihrer Spermatozoiden ab und gleichen darin den Muscineen, von denen sie wiederum durch den Bau der Antheridien und der weiblichen Befruchtungsorgane, so wie durch den vegetativen Aufbau völlig verschieden sind.

Die Characeen haben einen G e n e r a t i o n s w e c h s e l, der bis jetzt allerdings nur an der einen Gattung, Chara, beobachtet worden ist, der anderen Gattung Nitella aber wohl kaum fehlen dürfte. Aus der Centralzelle der Sporenfrucht entwickelt sich nämlich nicht unmittelbar die geschlechtliche blätterbildende Pflanze, sondern ein nur geringe Dimensionen erreichender V o r k e i m, der aus einer einfachen Zellreihe mit begrenztem Spitzenwachsthum besteht; aus einer rückwärts von der Spitze desselben liegenden Gliederzelle wächst unter einem beinahe rechten Winkel aus der Vorkeimaxe der Stamm der b l ä t t e r t r a g e n d e n G e s c h l e c h t s p f l a n z e hervor. Das unbegrenzte Spitzenwachsthum derselben wird vermittelt durch eine Scheitelzelle, von welcher durch Querwände Segmente abgeschnitten werden. Jedes Segment theilt sich alsbald nochmals

1) A. Braun, Ueber die Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Charen. Monatsber. d. Berliner Akad. d. Wiss. 1852 u. 1853. — Pringsheim, Ueber die nacktfüssigen Vorkeime der Charen, in dessen Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. III. 1863. — Nägeli, Die Rotationsströmung der Charen, in dessen Beiträge zur wiss. Bot. II. 1860. p. 61. — Thuret, Sur les antheridies des cryptogames. Ann. des sc. nat. 1851. T. XVI. p. 19. — Montagne, Multiplication des charagnes par division. Ibidem 1852. T. XVIII. p. 65. — Göppert u. Cohn, Ueber die Rotation in Nitella flexilis. Bot. Zeitg. 1849.

durch eine Querwand in zwei über einander liegende Zellen, deren untere jedesmal ohne weitere Theilung zu einem (nicht selten 5—6 Ctm.) langen Internodium heranwächst, während die obere sich kaum verlängernde zunächst durch eine senkrechte Wand halbirt und in jeder Hälfte durch weitere succedane Wände

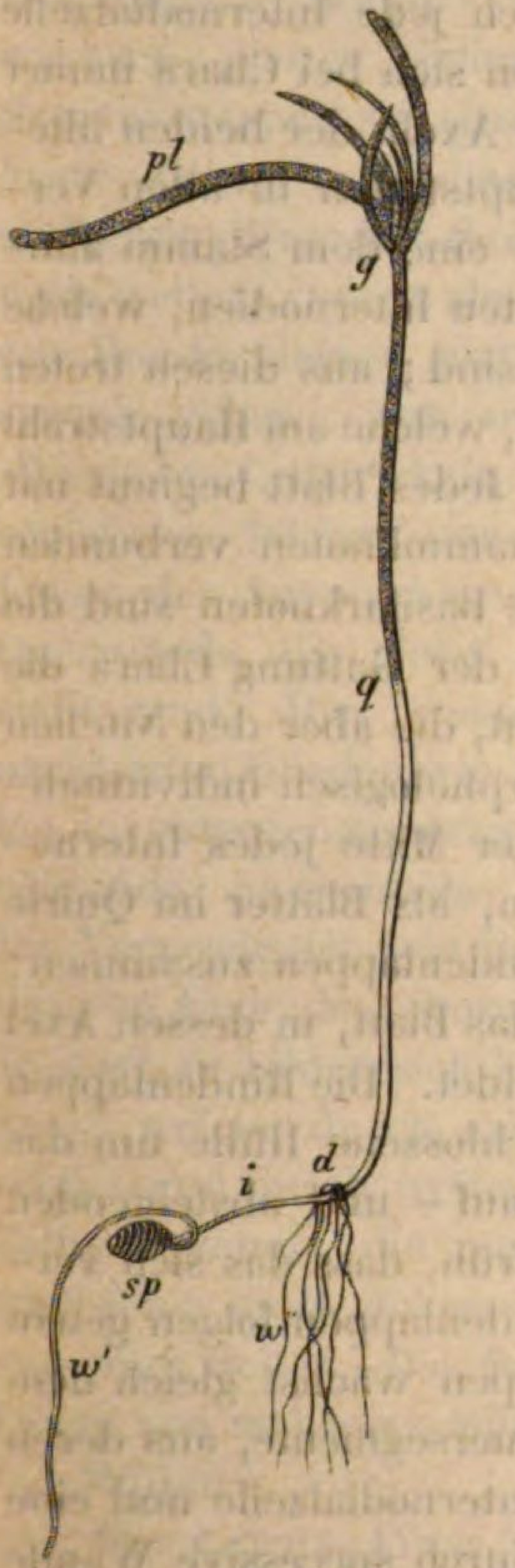


Fig. 191. Chara fragilis; keimende Spore *sp*; *i*, *d*, *q*, *pl* bilden zusammen den Vorkeim (*pl* ist gegliedert, was hier nicht deutlich ist); bei *d* die Rhizoiden *w*; *w'* die sogen. Hauptwurzel; bei *g* die ersten Blätter (kein Quirl) der Laubpflanze, der zweiten Generation (nach Pringsheim etwa 4mal vergr.).

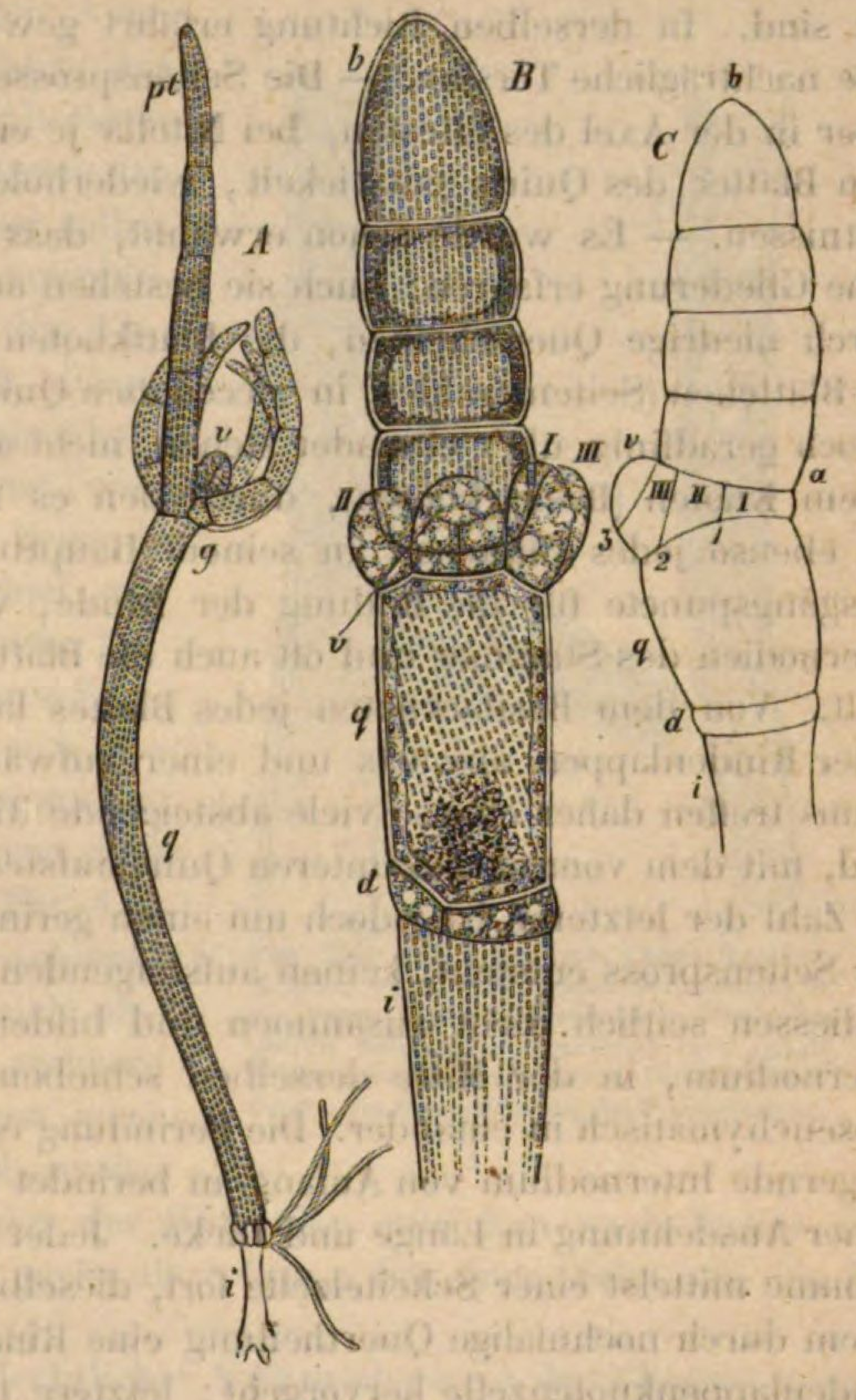


Fig. 192. Ch. fragilis; *A* ein ganzer Zweigvorkeim, *i* das unterste blasse Glied unter dem Wurzelknoten; *q* das lange aus der Mittelzelle des Knospengrundes entstandene Glied; *pt* die Vorkeimspitze; bei *g* der Scheinquirl der Blätter, *v* die Knospe der zweiten Generation der Laubpflanze; *B* oberer Theil eines jüngeren Zweigvorkeims: *i*, *d*, *q* wie vorhin, *b* = *pt* des Vorigen; *I*, *II*, *III* die jungen Blättchen der Uebergangsknoten, *v* die Knospe des Laubstammes; *C* noch jüngerer Zweigvorkeim; *i*, *d*, *q*, *b* wie bei *B* und *A*; *I*, *II*, *III* die Zellen, aus denen die Uebergangsknoten entstehen; *v* die Scheitelzelle der Stammknospe (nach Pringsheim, *B* ist 170mal vergr.).

ein Quirl von peripherischen Zellen gebildet wird. Aus diesem so constituirten Knoten entwickeln sich die Blätter, je eines aus einer der peripherischen Zellen, und die normalen Seitenzweige, jedesmal aus der Axel des ersten oder der beiden ersten Blätter des succedanen Quirls. Die 4—10 Blätter eines solchen wiederholen in ihrer Entwickelung die Wachsthumsvorgänge des Stammes in modificirter Weise, ihr Spitzenwachsthum ist aber begrenzt, nach Bildung einer bestimmten Zahl von Gliedern hört die Scheitelzelle auf sich zu theilen und wächst zu der meist zugespitzten Terminalzelle des Blattes aus; aus diesen Blättern kön-

nen Seitenblättchen (secundäre Strahlen) entstehen auf ganz ähnliche Art, wie jene aus dem Stamme sich bildeten, und die secundären Strahlen des Quirls können wieder solche von höherer Ordnung produciren. Die successiven Quirle eines Stammes alterniren, und zwar so, dass die ältesten Blätter der Quirle, in deren Axeln die Zweige stehen, in eine den Stamm umwindende Schraubenlinie geordnet sind. In derselben Richtung erfährt gewöhnlich auch jede Internodialzelle eine nachträgliche Torsion. — Die Seitensprosse, von denen sich bei Chara immer einer in der Axel des ältesten, bei Nitella je einer in den Axeln der beiden ältesten Blätter des Quirls entwickelt, wiederholen den Hauptstamm in allen Verhältnissen. — Es wurde schon erwähnt, dass die Blätter eine dem Stamm ähnliche Gliederung erfahren; auch sie bestehen aus gestreckten Internodien, welche durch niedrige Querscheiben, die Blattknoten, getrennt sind; aus diesen treten die Blättchen (Seitenstrahlen) in succedanen Quirlen hervor, welche am Hauptstrahl jedoch geradlinig über einander stehen, nicht alterniren. Jedes Blatt beginnt mit einem Knoten (Basilarknoten), durch den es mit dem Stammknoten verbunden ist, ebenso jedes Blättchen an seinem Hauptblatt. Diese Basilarknoten sind die Ausgangspuncte für die Bildung der Rinde, welche bei der Gattung Chara die Internodien des Stammes und oft auch die Blätter überzieht, die aber den Nitellen fehlt. Von dem Basilarknoten jedes Blattes läuft ein morphologisch individualisirter Rindenlappen abwärts und einer aufwärts [1]); in der Mitte jedes Internodiums treffen daher ebenso viele absteigende Rindenlappen, als Blätter im Quirle sind, mit dem vom nächst unteren Quirl aufsteigenden Rindenlappen zusammen; die Zahl der letzteren ist jedoch um einen geringer, weil das Blatt, in dessen Axel der Seitenspross entsteht, keinen aufsteigenden Lappen bildet. Die Rindenlappen schliessen seitlich dicht zusammen und bilden eine geschlossene Hülle um das Internodium, in der Mitte derselben schieben sich die auf- und absteigenden prosenchymatisch in einander. Die Berindung entsteht so früh, dass das sich verlängernde Internodium von Anfang an berindet ist, die Rindenlappen folgen genau seiner Ausdehnung in Länge und Dicke. Jeder Rindenlappen wächst gleich dem Stamme mittelst einer Scheitelzelle fort, dieselbe bildet Quersegmente, aus deren jedem durch nochmalige Quertheilung eine Rindenlappeninternodialzelle und eine Rindenlappenknotenzelle hervorgeht; letztere theilt sich durch successive Wände in eine innere, dem Stamminternodium anliegende und in drei äussere Zellen, deren mittlere häufig in Form eines Stachels oder Knopfes (ein Blatt nachahmend) hervorwächst; die seitlichen äusseren Zellen der Knoten wachsen dagegen, der Verlängerung des Internodiums auf- und abwärts folgend, zu längeren Röhren aus, so dass jeder Rindenlappen aus drei parallelen Zellreihen besteht, deren mittlere aber abwechselnd kurze und lange (Internodial- und Knoten-) Zellen besitzt; die von den Blättchen ausgehende Berindung der Blätter ist viel einfacher. — Aus den Basilarknoten der Charen entspringen auch noch andere, blattähnliche Gebilde, die Braun als Stipulae bezeichnet, sie sind immer einzellig, bald sehr kurz, bald lange Schläuche, die sowohl auf der Innen- als Aussenseite des Blattgrundes hervortreten. — Alle diese Verhältnisse sind bereits im III. Capitel 125 an einem Beispiel ausführlich beleuchtet worden.

1) Das erste Internodium jedes Zweiges und Blattes berindet sich, aus leicht begreiflichen Gründen, nur durch absteigende Rindenlappen des nächst oberen Knotens.

Die Knoten sind die Bildungsherde aller seitlichen Glieder der Characeen. Die wurzelartigen Gebilde (Rhizoiden) entspringen aus den äusseren Zellen der unteren Knoten der Hauptsprosse; sie bestehen aus langen, hyalinen, schief abwärts wachsenden Schläuchen, die nur an der Spitze sich verlängern. Sie bilden sich (nach A. Braun l. c. 47) durch Auswachsen platter Zellen am Umfang des Stammknotens, sie sitzen also mit breitem Fusse diesem auf; diese Wurzelfüsse der stärkeren »Wurzeln« theilen sich aber selbst noch weiter, indem sie besonders am oberen Rande kleinen platten Zellen den Ursprung geben, aus welchen sich dünne »Wurzeln« entwickeln. Die Rhizoidenschläuche bilden nur wenige und weit hinter der fortwachsenden Spitze liegende Querwände, die gleich anfangs schief gestellt sind. Hier stossen die beiden benachbarten Glieder wie zwei mit ihren Sohlen in entgegengesetzter Richtung sich berührende menschliche Füsse zusammen. Die Verzweigung geht immer nur von dem unteren Ende des oberen Gliedes (Fig. 193 *B*) aus; es bildet sich hier eine Anschwellung, welche durch eine Wand sich abschliessend durch weitere Theilung mehrere Zellen erzeugt, die nun zu Zweigen auswachsen; diese stehen daher büschelweise auf einer Seite. Die Schlauchglieder der Rhizoiden erreichen nach Braun eine Länge von mehreren Millim. bis zu mehr als 2 Ctm., bei einer Dicke von $^1/_{40}$ bis $^1/_{10}$ Millim.



Fig. 193. Rhizoiden von Chara fragilis; *A* Ende eines wachsenden Schlauches, *B* ein sogen. Gelenk; der untere Theil des oberen Schlauches verzweigt sich (nach Pringsheim, 240mal vergr.). Die Pfeile bedeuten die Stromrichtung des Protoplasmas.

Die vegetative (nicht geschlechtliche) Vermehrung der Characeen geht ebenfalls von den Knoten aus und zeigt dreierlei Modificationen: 1) knollenähnliche Bildungen; die sogen. Amylumsterne bei Chara stelligera: es sind isolirte unterirdische Knoten mit sehr verkürzten Blattquirlen von zierlicher Regelmässigkeit; ihre Zellen mit Stärke und anderen Bildungsstoffen dicht erfüllt; sie erzeugen durch Sprossung neue Pflanzen. 2) Die nacktfüssigen Zweige (Pringsheim): sie bilden sich an überwinterten alten oder an abgeschnittenen Stammknoten von Chara aus den Axeln nicht nur der ältesten, sondern auch der jüngeren Blätter (eines Quirls) und sind im Grunde von den normalen Zweigen nur wenig verschieden; vorzugsweise durch die mangelhafte oder ganz fehlende Berindung des unteren Internodiums und des ersten Blattquirls; die von dem ersten Knoten des Zweiges abwärts gehenden Rindenlappen trennen sich oft von dem Internodium ab und wachsen frei, sich aufkrümmend, fort; die Blätter des untersten Quirls bilden oft keine Knoten. 3) Die Zweigvorkeime; sie entspringen neben den vorigen aus den Knoten des Stammes, sind aber von den Zweigen wesentlich verschieden und den aus der Spore hervorgehenden Vorkeimen gleich gebaut; sie sind gleich jenen nur an Ch. fragilis (von Pringsheim) beobachtet worden. Eine

Zelle des Stammknotens erhebt sich und wächst zu einem Schlauch aus, dessen Spitze sich durch eine Querwand abgliedert. In der fortwachsenden Endzelle treten noch weitere Theilungen ein, bis die aus ihr hervorgehende »Vorkeimspitze« aus einer 3—6gliedrigen Zellreihe besteht. Unterhalb der Vorkeimspitze (*ab* in *C* Fig. 192) schwillt der Schlauch an und die erweiterte Stelle schliesst sich durch eine Querwand als Zelle ab, die Pringsheim den Knospengrund nennt (in Fig. 192 *C* die Theile *v* bis *d* umfassend). Diese Zelle wird nun durch zwei schiefe Wände in drei Zellen getheilt, deren mittlere (*q*) sich schlauchartig (wie ein Internodium) verlängert, während die obere und untere kurz bleiben. Aus der unteren bildet sich später ein bewurzelter, blattloser Knoten (*d* in Fig. 192 u. Fig. 191), während die obere, welche zwischen der Vorkeimspitze *ab* und der verlängerten Zelle *q* liegt, zur Axe der neuen Generation sich umgestaltet; sie wölbt sich auf der einen Seite nach aussen und theilt sich succedan in die Zellen *I*, *II*, *III* und *v*. Jede der Zellen *I*, *II*, *III* verwandelt sich durch Theilungen in eine Zellenscheibe, einen Uebergangsknoten, deren also drei, ohne zwischenliegende Internodien, über einander stehen; die seitlichen Zellen derselben wachsen rechts und links hervor und bilden unvollkommene Blätter von verschiedener Länge; die am meisten auswärts liegende Zelle *v* (Fig. 192 *C*) dagegen beginnt nun eine Zelltheilungsfolge zu zeigen, die der eines normalen blättertragenden Sprosses entspricht; sie ist die Mutterzelle und zugleich die erste Scheitelzelle der neuen Generation, d. h. der aus dem Vorkeim entstehenden geschlechterbildenden Laubpflanze; man darf annehmen, dass die Wände 1, 2, 3 in der Fig. 192 *C* nur desshalb schief sind, weil Vorkeim und Spross schief zur Verticale stehen, also von der Schwerkraft beeinflusst sind; läge der Vorkeim vollkommen horizontal, so würde der Spross wahrscheinlich vollkommen senkrecht aufwärts wachsen, die Wände 1, 2, 3 der Vorkeimaxe parallel sein und demnach würde die Wachsthumsaxe des neuen Sprosses mit der des Vorkeims einen rechten Winkel bilden, was wohl der wahre morphologische Ausdruck dieser Vorgänge sein dürfte. Die in Fig. 192 *C* angedeutete Verschiebung bewirkt später, dass die Vorkeimspitze rückwärts gedrängt wird, und da dieselbe einem einfachen, unberindeten Blatte ähnlich sieht, so entsteht bei weiterer Ausbildung der aus den Zellen *I*, *II*, *III* hervorsprossenden seitlichen Blätter der Schein, als ob diese verschiedenen Glieder zusammen einen Quirl bildeten; die Knospe des Seitensprosses kommt dabei scheinbar in die Mitte dieses Scheinquirls zu stehen (Fig. 192 *A*). — Vergleicht man nun die aus der keimenden Spore hervortretenden Gebilde mit den Zweigvorkeimen, so findet man mit Pringsheim eine vollständige Analogie der einzelnen Theile, welche der Leser durch die gleichen Buchstaben in Fig. 191 u. Fig. 192 angedeutet findet; der Vorkeim der Spore hat aber noch einen kleinen Knoten an der Sporenöffnung, aus welchem ein Rhizoid, die sogenannte Hauptwurzel der Charen entspringt (Fig. 191 *w'*).

Die geschlechtliche Fortpflanzung wird durch Organe vermittelt, die in ihrer Entwickelung und definitiven Form nach dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse sich weder mit denen der Thallophyten, noch mit denen der Muscineen oder anderer Kryptogamen irgendwie vergleichen lassen; die männlichen Organe können, wie bei allen Kryptogamen, auch hier als Antheridien bezeichnet werden; die weiblichen aber sind weder Oogonien, noch Trichogynen, noch sind es Archegonien; es erscheint daher passend, ihnen mit A. Braun einst-

weilen den Namen Sporenknospen beizulegen, da derselbe wenigstens keine falsche Analogie bezeichnet. — Antheridien und Sporenknospen stehen jederzeit auf den Blättern; die Antheridien sind immer das metamorphosirte Endglied eines Blattes oder Seitenblättchens, die Sporenknospen entspringen bei den monöcischen Arten dicht neben ihnen aus dem Basilarknoten des betreffenden Blättchens (Chara) oder aus dem letzten Knoten des mit einem terminalen Antheridium gekrönten Hauptstrahls (Nitella), die Sporenknospen stehen daher bei den monöcischen Nitellen unter, bei den Charen über oder neben dem Antheridium. Bei diöcischen Arten fallen zwar diese nachbarlichen Beziehungen weg, aber die morphologische Bedeutung und Stellung bleibt dieselbe. Wir betrachten beiderlei Organe zunächst im entwickelten Zustand.

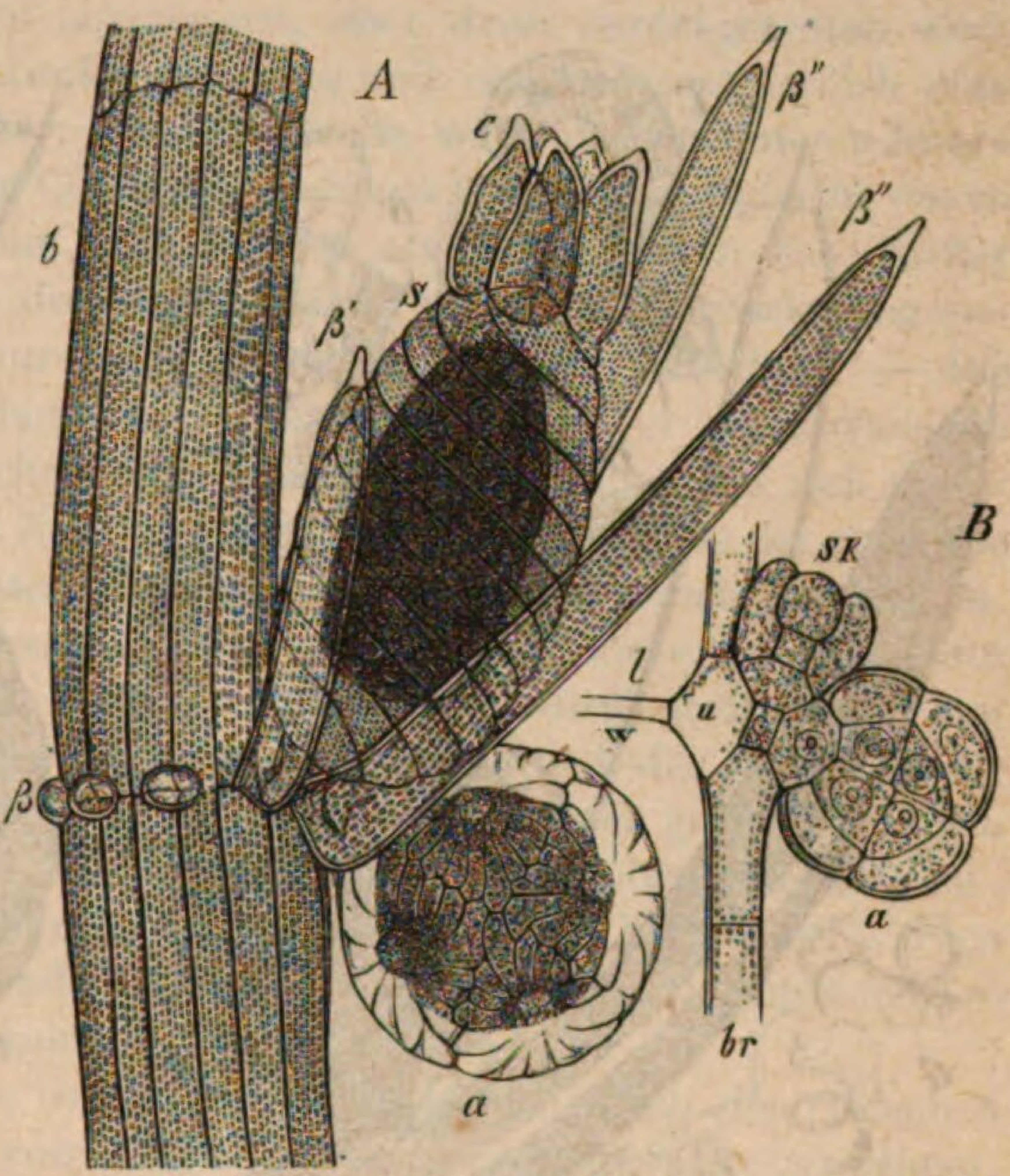


Fig. 194. Chara fragilis; *A* mittlerer Theil eines Blattes *b*, mit einem Antheridium *a* und einer Sporenknospe *S*, *c* deren Krönchen; *β* sterile Seitenblättchen, *β'* grössere Seitenstrahlen neben der Frucht, *β''* die Bracteolen, aus demselben Basilarknoten mit den Geschlechtsorganen entspringend (etwa 50mal vergr.). *B* ein junges Antheridium *a* mit einer noch jüngeren Sporenknospe *sk*; *w* die Knotenzelle des Blattes, *u* die Verbindungszelle zwischen jener und dem Basilarknoten des Antheridiums; *l* Lumen des Blattinternodiums; *br* Berindungszellen des Blattes (350).

Die Antheridien sind kugelig, von $^1/_2$—1 Millim. Durchmesser, anfangs grün, dann roth gefärbt. Die Wandung besteht aus acht flachen Zellen, von denen vier, um den freien Pol der Kugel gelagert, dreieckig sind, während die vier um die Basis gelagerten viereckig, abwärts verschmälert sind; jede dieser Zellen stellt ein Stück der Kugelschale dar; sie werden als Schilder bezeichnet; im unreifen Zustand ist die innere Wandung derselben mit grünen Chlorophyllkörnern bedeckt, die bei der Reife sich roth färben; da die äusseren Wände frei davon sind, so erscheint der Umfang der Kugel hell, durchsichtig (Fig. 194 *A*); von den Seitenwänden aus dringen mehrere Einfaltungen der Zellhaut gegen die Mitte jedes Schildes ein, wodurch dieses strahlig gelappt erscheint. Von der Mitte der Innenwand jedes Schildes ragt eine cylindrische Zelle nach innen, beinahe bis zum Mittelpunct der Hohlkugel, diess sind die sogen. Griffe oder Manubrien; zwischen den vier unteren Schildern drängt sich auch die flaschenförmige Trägerzelle des Antheridiums nach innen; am centralen Ende jedes der acht Manubrien sitzt eine rundliche, hyaline Zelle, das Köpfchen; diese 25 Zellen bilden das Gerüste des Antheridiums. — Jedes Köpfchen trägt (im Mittel) sechs kleinere Zellen (secundäre Köpfchen), aus deren jeder (im Mittel) vier lange peitschenförmige dünne Fäden hervorwachsen, welche vielfach gewunden, den Innenraum des Antheri-

diums ausfüllen (Fig. 195 *B*). Jeder dieser Fäden (deren Zahl also ungefähr 200 beträgt) besteht selbst wieder aus einer Reihe kleiner scheibenförmiger Glieder (*D*, *E*, *F*), deren Zahl auf 100—200 steigt. In jeder dieser 20,000 – 40,000 Zellen entsteht ein Spermatozoid; ein dünner, hinten verdickter, schraubig gewundener Faden, der an seinem spitzen Ende zwei lange, feine Cilien trägt (Fig. 195 *G*). Bei völliger Reife fallen die acht Schilder aus einander, indem sich ihre sphärische



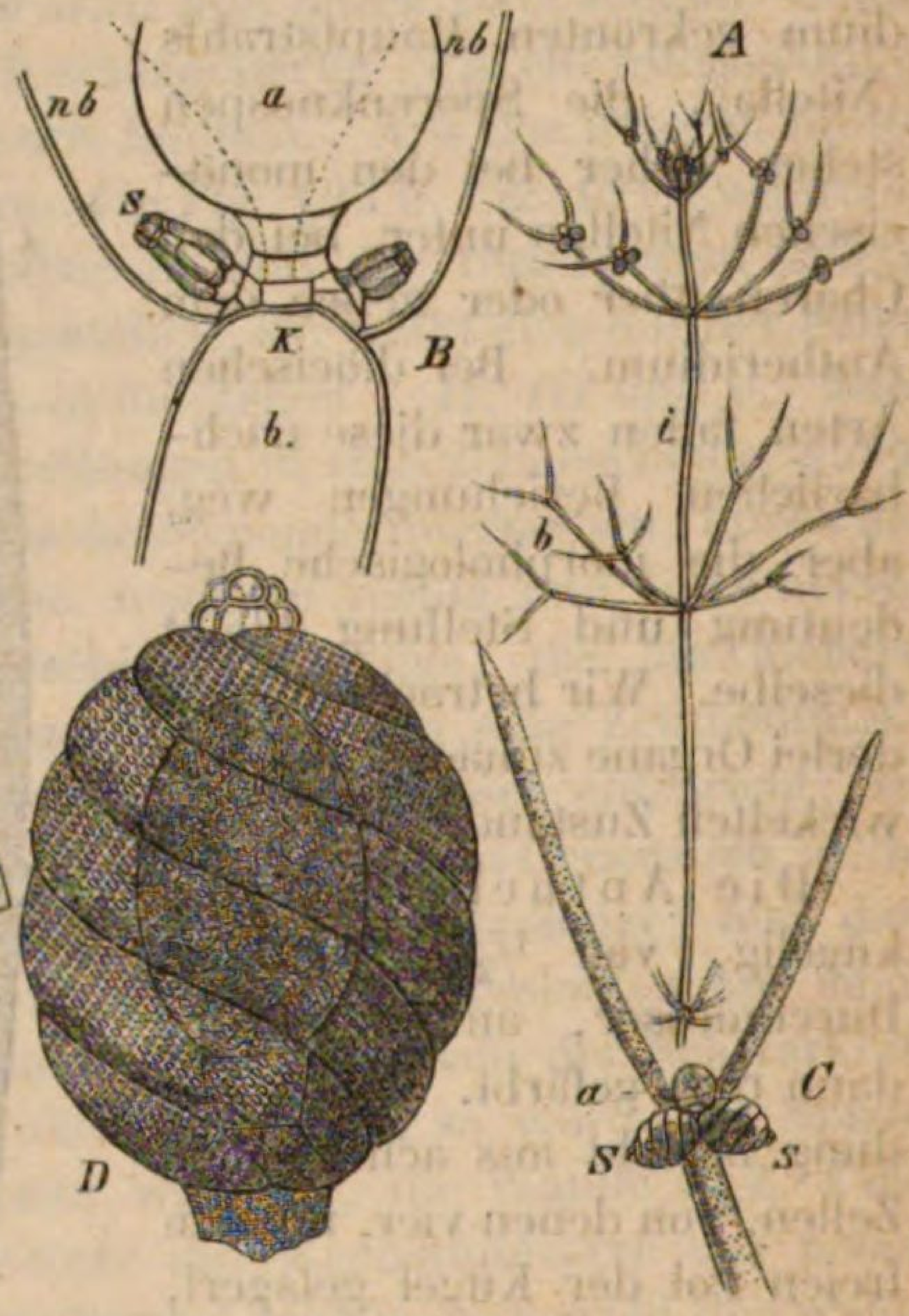


Fig. 196. Nitella flexilis: *A* fertiler Zweig in natürl. Gr.; *i* Internodium, *b* Blätter; *B* oberer Theil eines fertilen Blattes *b* mit dem Knoten *K*, an diesem zwei Seitenstrahlen *nb* und zwei sehr junge Sporenknospen *S*; *a* das Antheridium; *C* älteres Blatt mit zwei Seitenstrahlen, einem reifen Antheridium *a* und zwei unreifen Sporenknospen *S*. — *D* eine halbreife Sporenknospe stärker vergr.

Fig. 195. Nitella flexilis; *A* fast reifes Antheridium am Ende des Hauptstrahles, neben ihm zwei Seitenstrahlen des Blattes, *i* Interferenzstreifen; Pfeile bedeuten die Stromrichtung des Protoplasmas. — *B* ein Manubrium mit seinem Köpfchen und den peitschenförmigen Fäden, in denen die Spermatozoiden entstehen, *C* Ende eines solchen jungen Fadens; *D* mittlerer Theil eines älteren; *E* noch älter; *F* reifer Antheridienfaden mit Spermatozoiden *G*. (*C*—*G* 550mal vergr.).

Krümmung vermindert; die Spermatozoiden verlassen ihre Mutterzellen und schwärmen im Wasser umher; das Aufbrechen scheint gewöhnlich Morgens zu geschehen, die Spermatozoiden schwärmen einige Stunden, auch bis zum Abend.

Die Sporenknospe ist mehr oder minder lang ellipsoidisch; auf einem kurzen einzelligen Stiel, der nur bei Nitella äusserlich zu sehen ist, sitzt zunächst eine kurze, schmale Trägerzelle, auf deren Ende eine grosse, eirunde Zelle, die Centralzelle, befestigt ist. Diese ist umwunden von fünf langen Schläuchen (Fig. 196 *D*), die einer, von aussen gesehen, links aufsteigenden Schraubenlinie folgen und einander seitlich berühren, so dass sie eine völlig geschlossene Hülle um die Centralzelle bilden; über dem Scheitel der letzteren richten sich die Enden der

Schläuche auf und bilden zusammen das sogen. Krönchen, welches einen engen, zur Centralzelle hinabführenden Canal umschliesst; bei Chara (Fig. 194, *A c*) sind die Theile des Krönchens ziemlich gross und durch eine Querwand von den gewundenen Schläuchen abgetrennt, bei Nitella ist jedes Stück der Coronula zweizellig, die untere Zelle mit einem nach innen vorspringenden fingerförmigen Fortsatz versehen; die fünf Fortsätze bilden im Canal eine Art Reuse, durch welche wahrscheinlich die Spermatozoiden eingelassen, aber dann zurückgehalten werden (Fig. 199, *D k*). — Die Sporenknospe kann mit einem eigenthümlich entwickelten Zweig verglichen werden; die Trägerzelle wäre dessen unteres Internodium, die zwischen ihr und der Centralzelle eingeschobene Zelle gleicht einem sehr einfachen Knoten, der die fünf Hüllschläuche als Blätter trägt; diese Blätter sind bei Chara zwei-, bei Nitella dreigliedrig (siehe unten die Entwickelungsgeschichte), die Bedeutung der Centralzelle ist dagegen noch zweifelhaft. — Die Befruchtung ist bisher nicht beobachtet worden; sie findet aber wahrscheinlich zu der Zeit statt, wo das Krönchen einen offenen Canal bildet, der sich später schliesst; die erwähnte Reuse bei Nitella kann kaum eine andere als die genannte Bedeutung haben; später schliessen die Zellen des Krönchens dicht zusammen, die Wände der Hüllschläuche bedecken sich mit Chlorophyllkörnern, die später röthlichgelb werden; die mächtig heranwachsende Centralzelle erfüllt sich mit Stärke, Oel und Protoplasma. Mit zunehmender Reife wird die Windung der Hüllschläuche immer niedriger, die Zahl der Windungen immer grösser; endlich verdickt sich ihre der Centralzelle anliegende Wand und verholzt, indem sie zugleich schwarz wird; so wird die Centralzelle endlich von einer harten, schwarzen Schale umgeben; in diesem Zustande fällt die Sporenfrucht ab, um im nächsten Herbst oder nach dem Winter zu keimen.

Die Characeen sind durch die Grösse ihrer Zellen und durch die einfachen Beziehungen der einzelnen Zellen zum Aufbau des ganzen Körpers ausgezeichnet. Alle jungen Zellen enthalten Kerne, die anfangs immer im Centrum des die ganze Zelle erfüllenden Protoplasmas liegen; jeder Zweitheilung der Zellen geht die Auflösung des Kerns und die Neubildung zweier Kerne voraus. Mit dem Wachsthum der Zellen bilden sich im Protoplasma Vacuolen, die endlich in eine einzige grosse (den Saftraum) zusammenfliessen; das nun die Wandung als dicker Beleg auskleidende Protoplasma beginnt jetzt seine rotirende Bewegung, die immer dem längsten Weg in der Zelle folgt; der Zellkern löst sich um diese Zeit auf, während Chlorophyllkörner sich bilden. Mit dem Wachsthum der ganzen Zelle wachsen auch diese und vermehren sich durch wiederholte Zweitheilung. Die Chlorophyllkörner kleben an der Innenseite der äussersten, dünnen, ruhenden Protoplasmaschicht, sie nehmen keinen Theil an der Rotation der weiter nach innen liegenden Protoplasmaschichten. Das rotirende Protoplasma differenzirt sich mit zunehmendem Wachsthum der Zelle in eine sehr wasserreiche und in wasserärmere dichtere Portionen; jene erscheint wie hyaliner Zellsaft, in welchem diese, in Form rundlicher, kleiner und grosser Klumpen schwimmen. Indem diese dichteren Körper von dem rotirenden, wasserhellen Protoplasma passiv mit fortgeschweift werden, was man an ihren sich überstürzenden Bewegungen erkennt, entsteht der Schein, als ob der Zellsaft die rotirende Bewegung ausführte. Neben den dichteren Protoplasmaklumpen von mehr unregelmässiger Form, finden sich auch viele kugelige, die mit zarten Stacheln besetzt sind und Wimperkörperchen genannt werden; auch sie bestehen

aus Protoplasma. Die Strömung ist, wie Nägeli zeigt, nächst der ruhenden Wandschicht am schnellsten und wird nach innen immer langsamer, daher überstürzen sich die Kugeln und Ballen, welche in dem dünnen rotirenden Protoplasma schwimmen, weil sie mit verschiedenen Stellen ihrer Oberfläche in Schichten von verschiedener Geschwindigkeit eintauchen. Die Chlorophyllkörner sind der Stromrichtung entsprechend an der ruhenden Schicht in Längsreihen geordnet und so dicht gelagert, dass sie eine Schicht bilden; nur an den sogen. Interferenzstreifen (*i* in Fig. 195) fehlen sie; diese Interferenzstreifen bezeichnen die Linie, wo der auf- und der absteigende Theil des rotirenden Protoplasmas einer Zelle neben einander in entgegengesetzter Richtung hinlaufen, wo also Ruhe herrscht. Die Richtung der rotirenden Bewegung jeder Zelle steht in gesetzmässiger Beziehung zu derjenigen aller übrigen Zellen der Pflanze und somit zum morphologischen Aufbau derselben, wie A. Braun gezeigt hat.

Von den entwickelungsgeschichtlichen Verhältnissen hebe ich hier nur noch die der Antheridien und Sporenknospen hervor; zum Verständniss derselben ist zum Theil eine genauere Kenntniss der Gesetze nöthig, die den vegetativen Aufbau der Characeen beherrschen; der Leser wird das Unentbehrlichste davon im 3. Cap. p. 125 angedeutet finden.

Antheridien. Die Zellenfolge bei ihrer Entstehung wurde schon von A. Braun an Nitella syncarpa und Chara Baueri erschöpfend beschrieben; sie stimmt mit der an Nitella flexilis und Chara fragilis studirten überein. — Bei Nitella wird das Endglied des Blattes (Hauptstrahl eines Quirls) zum Antheridium; das älteste Blatt eines Quirls bildet sein Antherium zuerst, die anderen folgen ihrem Alter nach; die Antheridien werden schon in frühester Jugend des Blattquirls kenntlich. — Fig. 197 *A* zeigt den Längsschnitt durch die Spitze eines Zweiges, dessen Scheitelzelle *t* ist; das zuletzt gebildete Segment derselben hat sich schon durch eine Querwand getheilt in eine Knotenmutterzelle *K* und eine unter ihr liegende Internodialzelle; unter dieser liegt der Stammknoten mit dem letzten Blattquirl; *b* ist sein jüngstes Blatt, *bK* der Basilarknoten des ältesten, welches bereits aus den Segmenten *I*, *II*, *III* besteht; *a* ist das zum Antheridium sich umbildende Endglied dieses Blattes. Während die Antheridiumkugel sich aufbaut, erfährt auch das Blatt noch weitere Veränderung, die wir zuerst betrachten wollen. Das Segment *III* (Fig. 197 *A*) wird zum ersten Internodium des Blattes, *II* zu einem Knoten, der die Seitenblättchen *n b* in *C* und *D* entwickelt. Die Zelle *I* theilt sich in zwei (*C* bei *I*), deren untere kurz bleibt, während die obere zur flaschenförmigen Zelle *f* in Fig. 197 *D* und Fig. 198 auswächst.

Die kugelige Mutterzelle des Antheridiums (*A*, *a*) theilt sich zuerst durch eine zum Stammzweig radial gestellte, senkrechte Wand in zwei Halbkugeln; durch auf der vorigen rechtwinkelige, senkrechte Wände werden diese in 4 Quadranten zerlegt; in jedem der letzteren erfolgt (gleichzeitig in allen vieren) eine dritte Theilung horizontal und rechtwinkelig auf den beiden vorigen Wänden; das Antheridium besteht nun aus 4 oberen und 4 unteren Kugeloctanten. (Contraction durch Glycerin zeigt deutlich, dass bei jeder dieser Theilungen vor dem Erscheinen der Cellulosewand der Protoplasmakörper schon völlig getheilt ist (Fig. 197 *B*); selbst die 2. Theilung erfolgt, bevor die Wand zwischen den beiden zuerst entstandenen Hälften da ist; es gelingt die 4 Quadranten sich contrahiren zu lassen, ohne dass zwischen ihnen eine Wand sichtbar wird; in Fig. 197 *B* ist soeben die dritte Theilung erfolgt, die 2. senkrechte Wand ist schon gebildet, die beiden hier sichtbaren Quadranten sind bereits getheilt, es ist aber noch keine horizontale Wand entstanden. Fig. 197 *A*, *a* zeigt die 8 Octanten sammt ihren Kernen perspectivisch.). — Jeder Octant wird nun zunächst in eine äussere und in eine innere Zelle zerlegt (Fig. 197 *C*); die letztere wird nochmals in allen 8 Octanten getheilt (*D*); so dass nun jeder Octant aus einer äusseren, mittleren, inneren Zelle besteht (*D*, *e*, *m*, *i*). — Bis hierher bleibt die Kugel solid, alle Zellen schliessen dicht zusammen; nun aber beginnt ein ungleichförmiges Wachsthum und mit

diesem die Bildung von Intercellularräumen (Fig. 198). Die 8 äusseren Zellen (*e*) sind die jungen Schilder, deren Seitenwände die erwähnte radiale Einfaltung schon früher zeigen; sie wachsen stärker in tangentialer Richtung als die inneren Zellen, die Kugeloberfläche vergrössert sich rascher als der Inhalt; die mittleren Zellen (*m*), welche die Manubrien bilden,

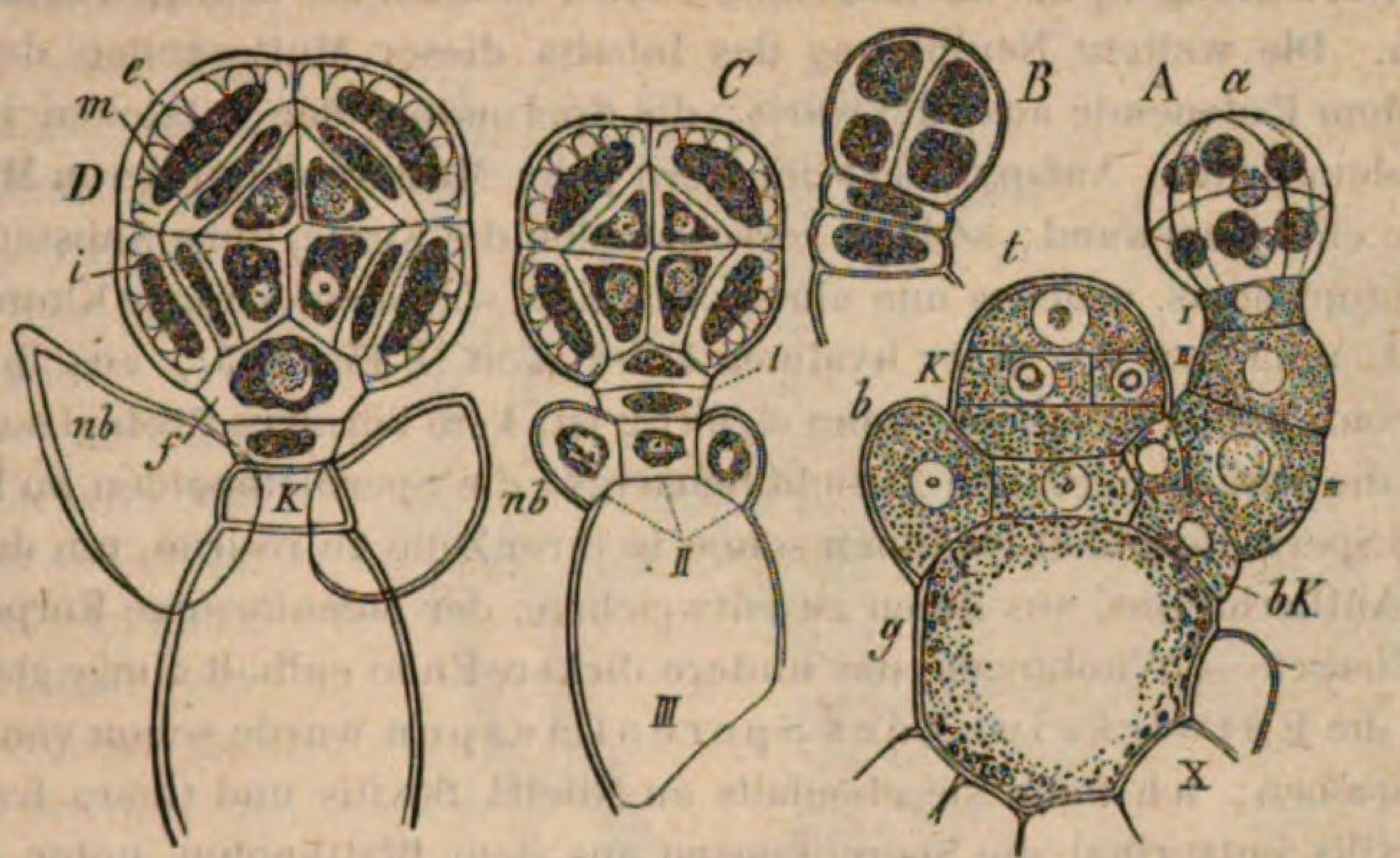


Fig. 197. Nitella flexilis, Entwickelung der Antheridien.

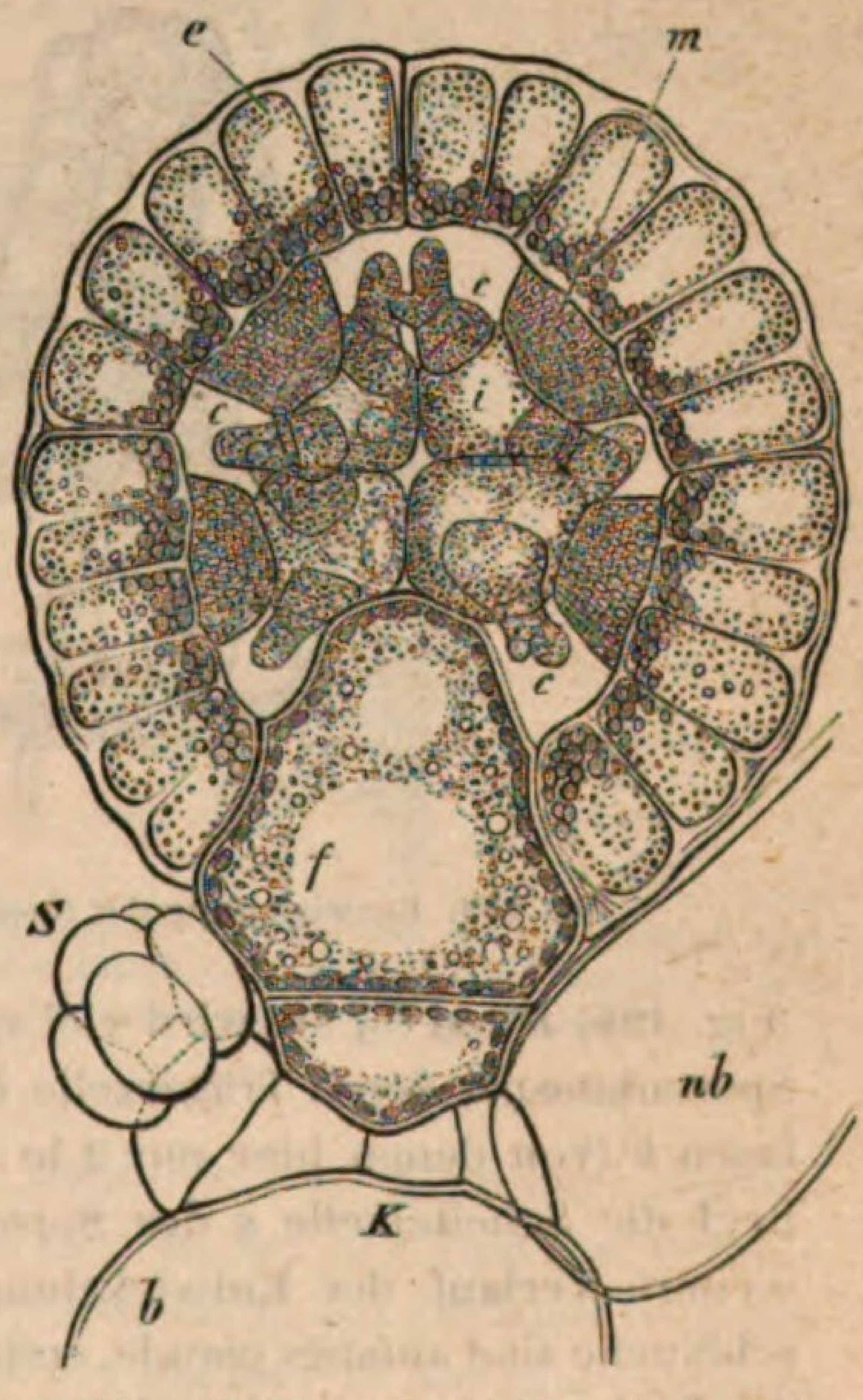


Fig. 198. Weiter entwickeltes Antheridium von Nitella flexilis (etwa 500mal vergrössert).

bleiben den Schildern in deren Mitte angewachsen, werden aber durch das tangentiale Wachsthum der Seitentheile der Schilder von einander getrennt; sie wachsen langsam in radialer Richtung; die innerste Zelle *i* jedes Octanten rundet sich ab und wird zum Köpfchen.

Auch die Zelle *f* in Fig. 197 *D* wächst nun rasch heran und drängt sich zwischen den unteren 4 Schildern in's Innere der Kugel, sie wird zur flaschenförmigen Zelle, auf deren Scheitel die 8 Köpfchen ruhen. Fig. 198 zeigt diesen Zustand des Antheridiums im optischen Längsschnitt; wo die Wände der Köpfchenzellen an die nun entstandenen, mit Flüssigkeit erfüllten, Intercellularräume angrenzen, treiben sie Zweige (*c*), welche sich durch Querwände abgliedern und abermals verzweigen; diese Zweige verlängern sich durch Spitzenwachsthum und werden durch zahlreiche Querwände getheilt. Die untersten Glieder derselben schwellen rundlich an und bilden die secundären Köpfchen, auf denen die cylindrischen Fäden stehen, deren scheibenförmige Glieder die Mutterzellen der Spermatozoiden sind (Vergl. Fig. 198 mit Fig. 195 *B*).

Die Antheridien von Chara fragilis entstehen durch Metamorphose derjenigen Seitenstrahlen, welche die innerste Reihe an einem Blatte (Hauptstrahl) bilden und zwar schreitet wie Fig. 200 zeigt, die Entwickelung an diesem abwärts fort. Die Zellenfolge und das Wachsthum zeigen von denen der Nitellen keine nennenswerthen Abweichungen; die flaschenförmige Trägerzelle sitzt hier auf einer kleinen, zwischen die Rindenzellen eingekeilten Zelle, der Centralzelle des Basilarknotens des Seitenstrahls, die nach Braun auch bei sterilen Blättern vorkommt, wo ich sie indessen nicht fand.

Spermatozoiden. Die peitschenförmigen Fäden, in denen die Spermatozoiden entstehen, wachsen nicht bloss an ihrer Spitze, sondern auch intercalar, diess zeigen die verlängerten Glieder (in Mitten junger Fäden), mit je zwei Kernen, zwischen denen noch keine Theilungswand entstanden ist (Fig. 195 *C*); je länger die Fäden werden, desto häufiger werden ihre Theilungen, bis die einzelnen Glieder endlich als ziemlich schmale Querscheiben erscheinen. Die weitere Neubildung des Inhalts dieser Mutterzellen der Spermatozoiden läuft von dem Fadenende aus rückwärts; die Spermatozoiden entstehen in basipetaler Ordnung in jedem Faden. Anfangs liegt der Kern jeder Mutterzelle in deren Mitte, später legt er sich an die eine Querwand; sodann verschwinden die Kerne, ihre Substanz mischt sich mit der des Protoplasmas, welches nun einen centralen, scheibenförmigen Klumpen in der Mutterzelle bildet, umgeben von einer hyalinen Flüssigkeit (*E* Fig. 195); aus ihm bildet sich das Spermatozoid, neben welchem, wenn es fertig ist, kein körniges Protoplasma mehr zu finden ist (vergl. die entgegengesetzte Ansicht Schachts: die Spermatozoiden im Pflanzenreich 1864 p. 30). Die Spermatozoiden beginnen schon in ihrer Zelle zu rotiren, um dann nach dem Zerfallen des Antheridiums, aus ihnen zu entweichen; der fadenförmige Körper zeigt bei Nitella 2—3, bei Chara 3—4 Windungen; das hintere dickere Ende enthält einige glänzende Körnchen.

Auch die Entwickelung des Sporenknospen wurde schon von A. Braun ausführlich beschrieben; ich habe sie ebenfalls an Nitella flexilis und Chara fragilis studirt. Bei Nitella flexilis entspringt die Sporenknospe aus dem Blattknoten unter dem Antheridium

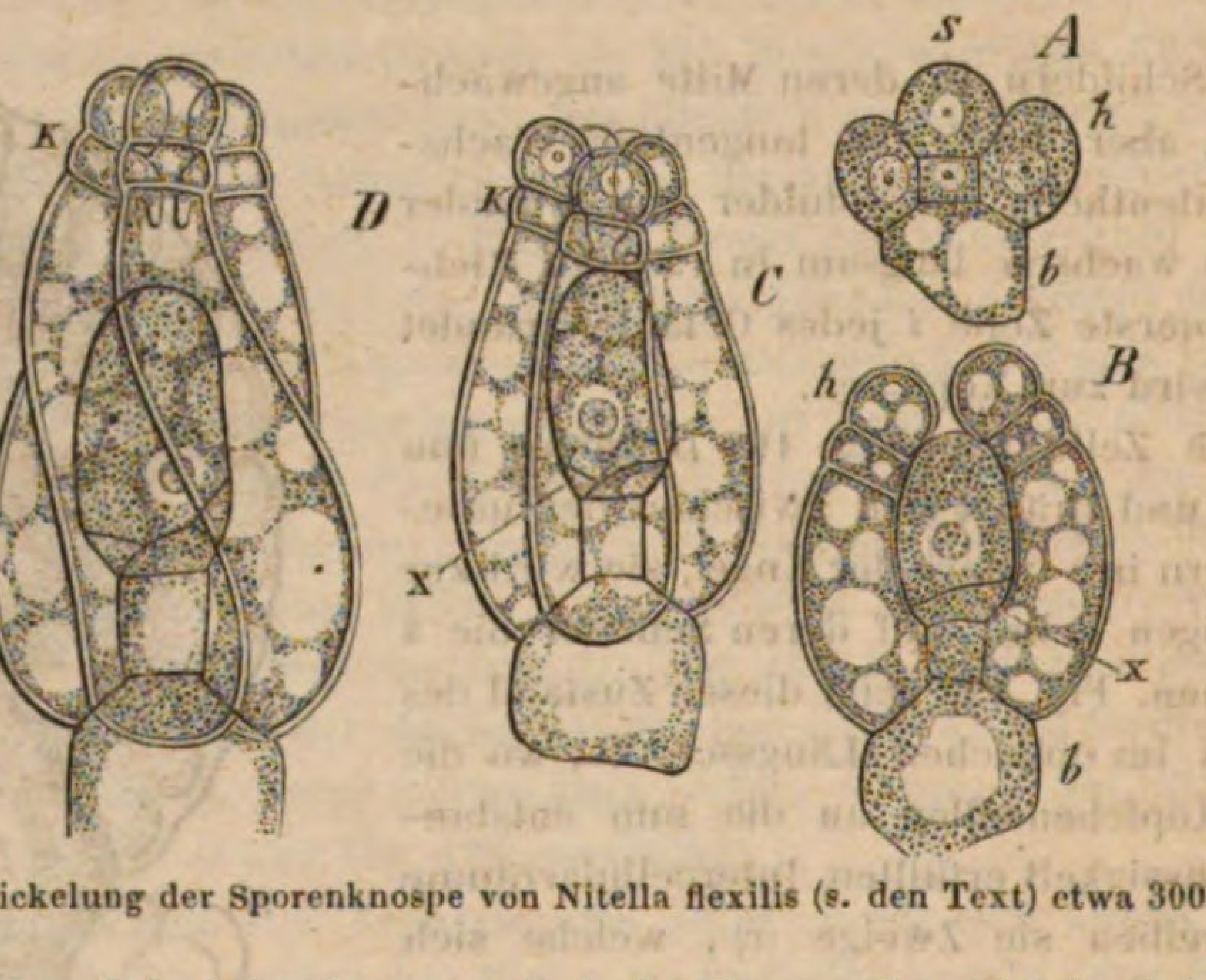


Fig. 199. Entwickelung der Sporenknospe von Nitella flexilis (s. den Text) etwa 300mal vergr.

(Fig. 196, *B* und *C*), sie wird viel später angelegt als dieses. Fig. 199 *A* zeigt eine sehr junge Sporenknospe, deren Trägerzelle *b* die kleinere Knotenzelle mit den fünf Hüllschlauchanlagen *h* (von denen hier nur 2 in Längsschnitt zu sehen sind) trägt; über der Knotenzelle liegt die Scheitelzelle *s* des Sprosses, als welcher die Sporenknospe zu deuten ist; der weitere Verlauf der Entwickelung wird durch die Fig. 199 hinreichend klar; die Hüllschläuche sind anfangs gerade, erst später drehen sie sich schraubig; ihr oberes fortwachsendes Ende wird zweimal getheilt; die vorletzte Gliederzelle bildet den fingerförmigen Fortsatz nach innen; die fünf Fortsätze stellen eine nach unten geöffnete Reuse dar in dem jetzt noch offenen Canal, den die fünf Hüllschläuche umgrenzen (*K* in *C* und *D*). Wenn später (nach der Befruchtung) die Hüllschläuche niedrigere und zahlreichere Windungen machen, bleiben die oberen Zellen gerade und bilden das scharf abgegrenzte Krönchen. Welche Zelle innerhalb der Sporenknospen befruchtet wird, ist bis jetzt nicht sicher ermittelt; die Scheitelzelle derselben erleidet noch 2—3 Theilungen, durch welche die von Braun als Wendungszellen bezeichneten Stücke (*x* Fig. 199) abgeschnitten werden. Indessen weichen meine Beobachtungen von denen Braun's in Bezug auf Zeit und Art dieser Theilungen sehr ab. Für eine kritische Auseinandersetzung ist aber hier kein Raum (Vergl. Braun l. c. p. 78).

Auch innerhalb der grossen Centralzelle, von der es nach A. Braun zweifelhaft ist, ob sie wirklich die Scheitelzelle des weiblichen Sprosses ist, konnte ich keine weiteren Neubildungen von Zellen, etwa durch freie Zellbildung, erkennen.

Bei Chara zeigt die Sporenknospe einige Abweichungen von der der Nitellen; in ihrer Centralzelle wird nach Braun nur eine Wendungszelle gebildet, und ebenso unterbleibt am Gipfel der Hüllschläuche die zweite Theilung, das Krönchen wird von fünf einzelnen aber grösseren Zellen gebildet; etwas dem Reusenapparat Aehnliches konnte ich hier nicht finden.

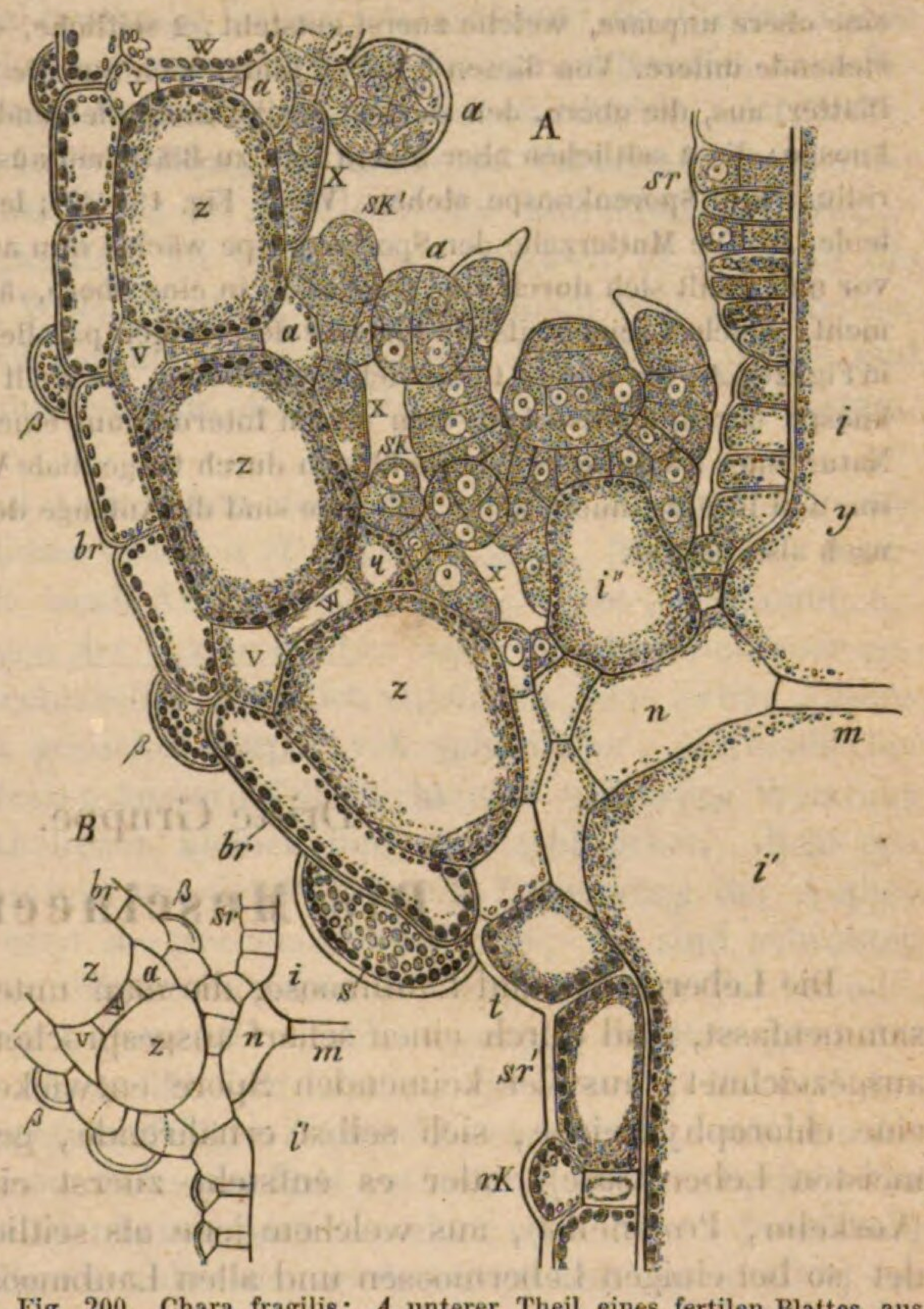


Fig. 200. Chara fragilis; *A* unterer Theil eines fertilen Blattes, aus dessen Axel ein Seitenspross entsteht (s. den Text); *B* unterer Theil eines sterilen Blattes ohne Axelspross. Im Längsschnitt.

A. Braun's Beschreibung des morphologischen Orts der Sporenknospe von Chara wird durch unsere Fig. 200 *A* vollkommen bestätigt. Zur Orientirung sei vorher gesagt, dass diese das untere Stück eines jungen, fertilen Blattes von Chara fragilis nebst dem angrenzenden Stengelstück und einer Axillarknospe im Längsschnitt darstellt; *m* ist die halbe Knotenzelle des Stammes, *i* das obere, *i'* das untere Internodium desselben; *s r* ein absteigender Rindenlappen, *y* ein aufsteigender; *sr'* der von unserem Blatt absteigendeRindenlappen des unteren Internodiums, *r K* ein Knoten desselben; *i''* ist das ersteInternodium derAxillarknospe, welches auf der Zelle *n* ruht, die den Stammknoten *m* mit dem Basilarknoten des Blattes verbindet. — Das Blatt zeigt uns seine drei unteren Internodien *z*, *z*, *z*, diese noch ziemlich kurz, sie erreichen die 6—8fache Länge; dazwischen die Blattknotenzellen *w*, *w*; *v*, *v* sind die Verbindungszellen des Blattknotens mit dem Basilarknoten des Blättchen β, auf der Rückseite des Blattes; *u* die entsprechenden Zellen auf der Innenseite des Blattes; *br* die Rindenlappen des Blattes, deren von jedem Blättchen (β) zwei aufwärts und zwei abwärts gehen; das unterste Internodium des Blattes wird jedoch nur von absteigenden Lappen berindet, neben einem derselben steht die Stipula *s*. — *x*, *x*, sind die absteigenden Rindenlappen der Blattinternodien auf deren Innenseite, wo die Blättchen in Antheridien *a*, *a* umgewandelt sind; die aufsteigenden Rindenlappen des Blattes fehlen hier, weil aus dem Basilarknoten des Blättchens je eine Sporenknospe entspringt (Vergl. hiermit Fig. 194 *A* und *B*). Bezüglich der Entstehung der Sporenknospe sagt nun Braun (l. c. p. 69), wie der Zweig aus dem Basilarknoten des Blattes, so entspringt die Sporenknospe aus dem Basilarknoten eines Blättchens (bei Ch. fragilis eines Antheridiums, welches an Stelle eines Blättchens steht); wie dem

zweigtragenden Blatt der nach oben gehende Berindungslappen fehlt, so fehlen auch dem Blättchen, welches die Sporenknospe trägt, die nach oben sich erstreckenden Berindungszellen; wie es das erste Blatt des Quirls am Stengel ist, das einen Zweig in der Axel erzeugt, so ist es auch das erste (innere) Blättchen des Quirls am Blatt, an welches die Entstehung der Sporenknospe geknüpft ist. Der Basilarknoten des Antheridiums bei Ch. fragilis hat nach A. Braun nicht bloss 4 peripherische Zellen, wie bei sterilen Blättchen, sondern 5; eine obere unpaare, welche zuerst entsteht; 2 seitliche, die nachfolgen; und 2 zuletzt entstehende untere. Von diesen 5 Zellen bilden sich nur die 2 unteren zu Berindungszellen (der Blätter) aus, die obere, den sterilen Basilarknoten fehlende, ist die Mutterzelle der Sporenknospe; die 2 seitlichen aber bilden sich zu Blättchen aus, welche seitlich zwischen Antheridium und Sporenknospe stehen (Vergl. Fig. 194 *β''*); letztere bezeichnet Braun als Bracteolen. — Die Mutterzelle der Sporenknospe wächst nun aus der Axel des Antheridiums hervor und theilt sich durch eine Querwand in eine obere, äussere Gipfelzelle und in ein Segment, welches seinerseits durch eine der vorigen parallele Wand in 2 Scheiben zerfällt (*sK* in Fig. 200 *A*); die untere theilt sich nicht weiter, sie stellt den verborgenen Stiel der Sporenknospe dar und entspricht dem ersten Internodium eines Zweiges, die obere aber hat die Natur einer Knotenzelle, sie theilt sich durch tangentiale Wände in einen Kranz von 5 äusseren und in eine innere Zelle (*SK'*) jene sind die Anfänge der Hüllschläuche, ihrer Entstehung nach also Blätter.

Dritte Gruppe.

Die Muscineen.

Die Lebermoose und Laubmoose, die man unter dem Namen Muscineen zusammenfasst, sind durch einen scharf ausgesprochenen Generationswechsel ausgezeichnet; aus der keimenden Spore entwickelt sich entweder unmittelbar eine chlorophyllreiche, sich selbst ernährende, geschlechtliche Generation, (die meisten Lebermoose), oder es entsteht zuerst ein confervenähnlicher Thallus (Vorkeim, Protonema), aus welchem jene als seitliche Sprossung sich hervorbildet (so bei einigen Lebermoosen und allen Laubmoosen). In dem weiblichen Geschlechtsorgan dieser ersten Generation entsteht durch die Befruchtung als neue Generation ein Gebilde von ganz anderer Form, welches ausschliesslich zur Erzeugung der Sporen auf ungeschlechtlichem Wege bestimmt ist; ohne mit der vorigen Generation organisch verbunden zu sein, wird dieses Gebilde doch von ihr ernährt und erscheint bei äusserlicher Betrachtung blos als Frucht derselben; es wurde daher auch mit diesem Namen bezeichnet, auch wohl Sporangium genannt; da es indessen ein Organismus ganz eigener Art ist, so dürfte es sich empfehlen, ihm einen besonderen Namen beizulegen, der jede falsche Analogie sofort ausschliesst; ich schlage dazu den Namen Sporogonium vor.

Die der Spore unmittelbar oder durch Vermittlung eines Vorkeims entsprossene Geschlechtsgeneration der Muscineen ist entweder ein blattloses flaches Thallom (frons), wie bei den niederen Lebermoosen, oder ein belaubter, oft vielfach verzweigter Stamm; in beiden Fällen, die durch sanft abgestufte Uebergänge verbunden sind, werden gewöhnlich zahlreiche Wurzelhaare gebildet, welche die Frons oder den Stamm an die Unterlage befestigen. In manchen Fällen

erreicht dieser Vegetationskörper kaum 1 Mill. Länge, in anderen aber erhebt er sich zu reich gegliederten Formen von 10—30 Ctm. Länge und selbst mehr; die Lebensdauer desselben ist nur bei einigen und den kleinsten auf einige Wochen oder Monate beschränkt, bei den meisten ist sie sozusagen eine unbeschränkte, indem die Frons oder der blättertragende Stamm an der Spitze oder durch Erneuerungssprosse (Innovationen) beständig fortwächst, während die ältesten Theile von hinten her absterben. Dadurch werden auch die Zweige schliesslich zu selbständigen Pflanzen; diess, sowie die Vermehrung durch Brutkörner, Ausläufer, abfallende Zweigknospen, die Umwandlung der Haare in Vorkeime (bei Laubmoosen) u. s. w. trägt nicht nur dazu bei, die Zahl der Individuen auf ungeschlechtlichem Wege ausserordentlich zu vermehren, sondern es ist auch die nächste Ursache des geselligen Wuchses dieser Pflanzen; zumal viele Laubmoose, selbst solche, die nur selten sich befruchten, können auf diese Weise dichte und über weite Landstrecken hinausgedehnte Rasen bilden (Sphagnum, Hypnum, Mnium u. a.).

Die Geschlechtsorgane sind Antheridien und Archegonien. Sie entstehen wie alle seitlichen Neubildungen dieser Pflanzen (Zweige, Blätter, Rhizoiden, Brutknospen) immer aus einer Zelle (auch Anthoceros, s. unten, nicht ausgenommen); durch oft wiederholte Theilungen der letzteren aber wird ein Gewebekörper gebildet, in welchem die Geschlechtszellen innerlich entstehen; das fertige Antheridium ist ein kurz oder lang gestielter Körper von sphärischer, ellipsoidischer oder keulenförmiger Gestalt, dessen äussere Zellschicht eine sackartige Wandung bildet, während die darin enthaltenen kleinen und sehr zahlreichen, dicht gedrängten Zellen je ein Spermatozoid entwickeln; durch Zerreissung der Antheridiumwand am Scheitel werden die Spermatozoiden frei; sie sind schraubig gewundene Fäden mit dickerem Hinterende und fein zugespitztem Vorderende, an letzterem sitzen 2 feine lange Cilien, deren Schwingungen die Bewegung der Spermatozoiden vermitteln. — Die weiblichen Organe, die man seit Bischoff Archegonien nennt, sind im befruchtungsfähigen Zustand flaschenförmig, auf schmaler Basis ausgebaucht und oben in einen langen Hals auslaufend, der aus 4 oder mehr Längsreihen von Zellen besteht; der Bauch wird von einer oder mehr Zellschichten gebildet, welche die Centralzelle umschliessen; in dieser entsteht unmittelbar vor der Befruchtung, wenn der Hals sich öffnet und einen offenen Canal bildet, eine neue, nackte Zelle, durch freie Zellbildung, das Ei.[1])

Antheridien und Archegonien werden gewöhnlich in grösserer Zahl, dicht neben einander erzeugt, bei den frondosen Formen der Lebermoose meist von späteren Auswüchsen des Thallus umhüllt; bei den blättertragenden Jungermannien und Laubmoosen werden mehrere Archegonien gewöhnlich von einer aus Blättern gebildeten Hülle umstanden, die man Perichaetium nennt; bei den Laubmoosen wird meist auch eine männliche Blüthe (zuweilen eine gemischte) auf diese Weise gebildet, während die Antheridien der Jungermannien und Sphagnen

1) Ich folge hierbei Hofmeister (Ber. der K. Sächs. Gesellsch. d. Wiss. 1854, 22. April); nach ihm entsteht das Keimbläschen (Ei) durch freie Zellbildung in der Centralzelle der Muscineen, wenn diese ihren Kern noch enthält; es wächst rasch heran und wenn seine Ansicht richtig ist, so muss es den ganzen Protoplasmainhalt der Centralzelle in sich aufnehmen, da von dieser nichts übrig bleibt und ihr Raum von dem Keimbläschen bald ganz eingenommen wird.

vereinzelt axillär oder neben den Blättern stehen. Häufig, zumal bei den blättertragenden Formen finden sich in der männlichen und weiblichen Blüthe neben den Geschlechtsorganen Paraphysen, gegliederte Fäden oder blattähnliche schmale Zellflächen. Ausser den genannten Umhüllungen ist bei den Lebermoosen (nicht bei den Laubmoosen) oft noch ein sogen. Perianthium (oder Kelch) vorhanden, welches erst nach der Befruchtung neben der Basis des Archegonium als Ringwall heranwächst und es schliesslich als offener Sack überragt.

Die folgende Generation, das Sporogonium, entsteht aus der befruchteten Eizelle im Archegonium; unter wiederholten Zelltheilungen wird es zunächst in einen ovoidischen Körper umgebildet, der an seinem dem Archegoniumhals zugewendeten Pol, dem Scheitel, fortwächst. Die endliche Form desselben ist bei den verschiedenen Abtheilungen sehr verschieden; auf der niedrigsten Stufe (bei Riccia) ist es eine Kugel, deren äussere Zellschicht die Wandung darstellt, während sämmtliche innere Zellen Sporen bilden. In allen übrigen Fällen differenzirt sich das Sporogonium äusserlich in einen dünneren Stiel, der sich in den Grund des Archegonium, selbst in das unterliegende Gewebe eindrängt, und in eine dem Archegoniumhals zugekehrte Kapsel, in der die Sporen entstehen; neben Letzteren werden bei den meisten Lebermoosen noch lange, mit Schraubenbändern verdickte Zellen, die Schleudern (Elateres) erzeugt; die innere Differenzirung des Sporenbehälters ist übrigens eine sehr verschiedene und erreicht zumal bei den Laubmoosen einen sehr hohen Grad.

Während das Sporogonium sich ausbildet, wächst auch der Bauch des Archegonium noch fort; unter reichlicher Vermehrung seiner Zellen erweitert es sich, das junge Sporogonium umschliessend; in diesem Zustand wird es als Calyptra bezeichnet. Das Verhalten derselben ist für die grösseren Gruppen sehr charakteristisch; bei den niedersten Lebermoosen (Riccien) bleibt das Sporogonium für immer in der Calyptra eingeschlossen, bei den höheren Lebermoosen tritt es erst nach erfolgter Sporenreife hervor, indem sein Stiel sich plötzlich streckt und die Kapsel aus der zerrissenen Calyptra zum Zweck der Sporenaussaat hervortritt; jene umgiebt die Basis des Sporogoniumstiels als kelchartiges häutiges Gebilde; bei den typischen Laubmoosen dagegen nimmt das junge Sporogonium zunächst die Form eines sich sehr verlängernden spindelförmigen Körpers an, der noch vor der Ausbildung der Kapsel an seinem oberen Ende die Calyptra mit seinem Scheitel emporstösst, sie löst sich an ihrer Basis ab und wird unter verschiedener Form von dem jungen Sporogonium emporgehoben; der Fuss des Letzteren drängt sich tief in das Gewebe des Stammes hinab, von dem er scheidenartig umwachsen wird (Vaginula).

Die Sporen der Muscineen entstehen immer zu je vier nach angedeuteter Zweitheilung durch Viertheilung von Mutterzellen, die vorher unter sich und mit den umgebenden Zellschichten gewebeartig verbunden waren, sich aber, noch vor der Sporenbildung isolirten; die Zahl der Mutterzellen und der Ort ihrer Entstehung im Sporogonium hängt wesentlich von der inneren Differenzirung des letzteren ab. Die reifen Sporen zeigen eine dünne mit kleinen Excrescenzen versehene Cuticula (Exosporium), welche bei der Keimung von der inneren Zellhautschicht (dem Endosporium) durchbrochen wird. Ihr Inhalt besteht, neben farblosem Protoplasma, aus Chlorophyllkörnern, Stärke und fettem Oel.

Die Gewebebildung der Muscineen ist zwar mannigfaltiger, die Diffe-

renzirung bedeutender als bei den Algen aber doch geringer als bei den Gefässkryptogamen. Fibrovasalstränge treten nicht auf (dem entsprechend fehlen die echten Wurzeln), nur im Stamm der vollkommeneren Laubmoose differenzirt sich ein axiler Strang gestreckter Zellen, den man für eine schwache Andeutung des fibrovasalen Systems halten könnte. Dagegen zeigen die höher entwickelten frondosen Lebermoose auf ihrem Thallus, die Laubmoose auf ihrer Urne eine deutlich differenzirte Epidermis, die gewöhnlich auch Spaltöffnungen bildet. — Die Zellwände der Muscineen sind im Allgemeinen derb, häufig dick und zäh elastisch, in diesem Falle oft braun, schön roth oder violett gefärbt; die bei den Thallophyten so allgemeine Neigung zur Gallert- und Schleimbildung kommt bei den Muscineen, gewisse Vorgänge in den Sporenmutterzellen ausgenommen, nicht vor. Mannigfaltige Verdickungsformen sind nicht selten, zumal in der Sporenkapsel, wie die Schraubenbänder der Elateren der Lebermoose, die Epidermis und Peristombildung der Urne der Laubmoose zeigen.

Die Muscineen sind eine nach allen Seiten hin scharf abgegrenzte Gruppe, besonders die höchst entwickelten Formen entfernen sich weit von allen anderen Bildungstypen. Von den Thallophyten und den Characeen unterscheiden sie sich sofort durch den Bau ihrer Geschlechtsorgane; mit den Gefässkryptogamen haben sie die Grundzüge des Baues der Archegonien gemein, während sich die Antheridien und Spermatozoiden schon wesentlicher unterscheiden; durch die Art der Ausbildung der zweiten Generation aber unterscheiden sich Muscineen und Gefässkryptogamen um so auffallender, als sie in diesem Punct zugleich eines ihrer wichtigsten gemeinsamen Merkmale offenbaren. Ausführlicheres darüber werde ich bei der Betrachtung der folgenden Gruppe mittheilen. — Indessen ist nicht zu verkennen, dass die unvollkommensten Muscineen in ihrer Thallusbildung manchen Algen nahe stehen; selbst die Laubmoose sind in ihrer ersten Entwickelungsstufe den Conferven durchaus ähnlich. Vielleicht wird eine genauere Kenntniss der Befruchtung und Sporenbildung mancher Algengruppen, z. B. der Florideen tiefere morphologische Beziehungen zu den Muscineen offenbaren; nur ist schon jetzt vorauszusehen, dass diese sich nur dann finden werden, wenn man die niedrigeren Stufen beider Gruppen vergleicht. Wenn es aus verschiedenen Gründen zweifelhaft ist, dass die Muscineen ihren ersten Ursprung mit gewissen Algentypen gemeinsam haben, so ist es gewiss, dass sie sich bei ihrer weiteren Ausbildung nicht nur von den Algen und Characeen, sondern auch von den Gefässkryptogamen immer weiter entfernen; die Muscineen sind keine Vorstufe der Letzteren, sondern ein selbständiger weit abweichender Ast an dem Stammbaum der Kryptogamen.

Uebrigens bilden die Muscineen unter sich selbst nicht etwa e i n e continuirliche Reihe, welche sich ununterbrochen von den niedersten Formen zu den vollkommensten entwickelt; vielmehr könnte man sich die ganze Gruppe nach dem Schema eines mehrfach verzweigten Stammes vorstellen; es sind mehrere gleichwerthige Formenreihen vorhanden, die in ihren niedersten Repräsentanten von ähnlichen Bildungen ausgehend bei weiterer Entwickelung sich immer weiter von einander entfernen. Die niedersten Lebermoose unterscheiden sich von den niedersten Laubmoosen bei weitem weniger als die höchstentwickelten Glieder beider Reihen; ein Verhalten, wie wir es bei den Thallophyten bereits zwischen Pilzen, Algen und Flechten gefunden haben.

Classe 5.

Die Lebermoose[1]).

1) **Die Geschlechtsgeneration** entwickelt sich aus der keimenden Spore bei manchen Gattungen unmittelbar, indem schon die ersten Theilungen derselben zur Bildung einer Zellfläche oder eines Gewebekörpers führen, der sich durch Wurzelhaare befestigt und an seinem Scheitel fortwachsend den Thallus (frons) erzeugt, wie bei Anthoceros und Pellia; oder der aus den Theilungen der Spore hervorgehende Keim bildet erst eine schmale bandartige Zellfläche, deren Scheitelzelle aber später zur Scheitelzelle eines Stammes wird und deren Segmente Blätter bilden, wie bei Jungermannia bicuspidata (Hofmeister), oder es bricht sofort die Knospe eines blättertragenden Stengels aus der Spore hervor (Frullania dilatata); in anderen Fällen dagegen wird ein Vorkeim gebildet; das schlauchförmig auswachsende Endosporium erzeugt einen kurzen, gegliederten Zellfaden, an welchem die ersten Anfänge des Thallus (Aneura palmata, Marchantia) als seitliche Sprossen sich bilden, ähnlich wie die Blattknospe der Laubmoose am Protonema; bei Radula entsteht sogar, an andere Erscheinungen der Laubmoose erinnernd, aus der Spore zunächst eine kuchenartige Zellfläche, aus welcher die erste Knospe des Laubstengels seitlich hervorsprosst (Hofmeister).

Ihrer äusseren Gliederung nach ist die so angelegte erste Generation im Entwickelungsgang vieler Lebermoose entweder ein völlig blattloser, gewöhnlich flach ausgebreiteter Thallus (Anthoceros, Pellia, Metzgeria u. a.), oder es treten auf der Unterseite desselben einreihig (Riccia) oder zweireihig alternirend geordnete Lamellen hervor (Marchantia, Blasia), die ihrer morphologischen Bedeutung nach kaum für etwas anderes, als für Blätter gehalten werden können. Der flache blattlose Thallus ist selten aus einer Zellschicht, gewöhnlich aus mehreren gebildet und zeigt häufig in seiner Längsaxe einen aus zahlreicheren Zellschichten und länger gestreckten Zellen gebildeten Mittelnerven (Metzgeria). Gewöhnlich bildet der Thallus oder der thallusähnliche, unterseits beblätterte Stamm am fortwachsenden Ende eine mehr oder minder tiefe Einbuchtung, in deren tiefster Stelle der Vegetationspunct liegt; hier werden die neuen Zellen zur Verlängerung und Verbreiterung des Ganzen und hier auch die normalen Verzweigungen gebildet, die sämmtlich in derselben Ebene liegen. — In der Tiefe der Einbuchtung liegt entweder eine einzige Scheitelzelle, die sich durch rechts und links geneigte Wände (senkrecht auf der Thallusfläche) theilt (Metzgeria, Aneura), oder es sind hier mehrere gleichwerthige nebeneinander liegende Scheitelzellen vorhanden, deren jede durch wechselnd auf- und abwärts geneigte Wände Segmente bildet (Riccia u. a.). Der Scheitel kommt in die tiefe Einbuchtung zu liegen, weil die aus den Segmenten der Scheitelzellen hervorgehenden Gewebezellen rechts und

1) G. W. Bischoff in Nova Acta Acad. Leopoldinae Carolinae 1835, Vol. XVII pars 2 (schöne Abbildungen, Text veraltet). — C. M. Gottsche: ibidem Vol XX pars 1. — Gottsche, Lindenberg und Esenbeck: Synopsis Hepaticarum, Hamburg 1844 (Systematik aller damals bekannten Lebermoose). — Hofmeister: Vergl. Unters. 1851 (hier die Grund legenden Arbeiten für die morphol. Kenntniss der ganzen Classe). — Kny, Entw. der laubigen (frondosen) Lebermoose in Jahrb. f. wiss. Bot. IV. p. 64, und Entwickel. der Riccien ibidem V. p. 359 (für die Morphologie sehr wichtig). — Thuret (Antheridien) in Ann. des sc. nat. 1851. T. XVI.

links vom Scheitel schneller in Länge und Breite wachsen, als die in der Mittellinie des Sprosses. — Die Verzweigung ist ihrer Anlage nach entweder wirklich dichotomisch oder doch von echter Dichotomie kaum zu unterscheiden. Ist nur eine Scheitelzelle vorhanden, so erfolgt die Gabelung dadurch, dass in einem eben erst gebildeten, der Scheitelzelle noch dicht anliegenden Segment eine neue Scheitelzelle gebildet wird; beide erzeugen nun nach rechts und links hin Segmente, welche in der Mittellinie des Sprosses zunächst einen vorgewölbten Thalluslappen bilden, der bei weiterem Wachsthum in die inneren Randpartieen der beiden Gabelsprosse übergeht; (Metzgeria, Aneura); wo die Tiefe der Einbuchtung eine

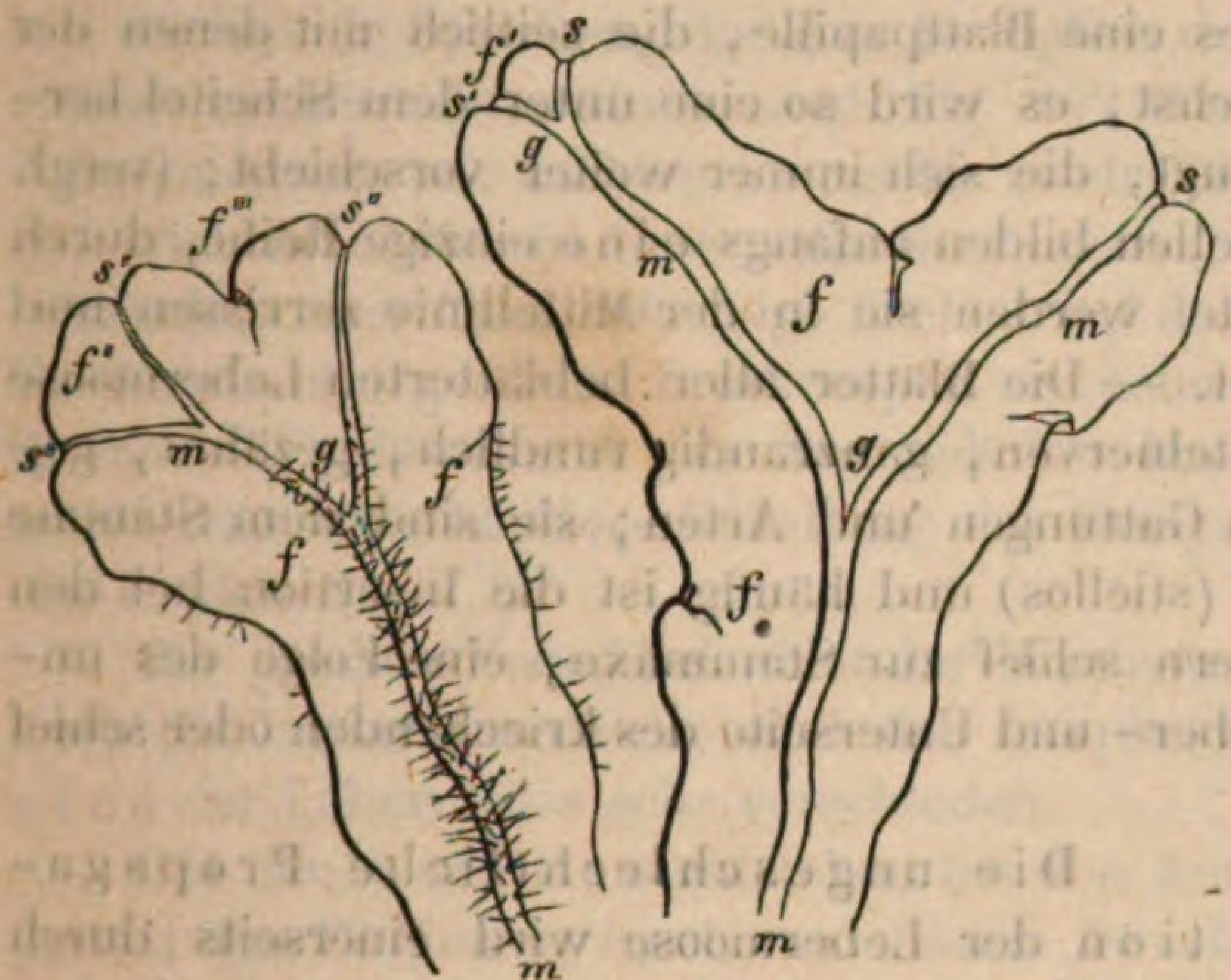


Fig. 201. Metzgeria furcata (etwa 10mal vergr.), rechts von der Oberseite, links von unten gesehen. *m* der Mittelnerv, *s*, *s'*, *s''* die Scheitelregion; *ff* flügelförmige, einschichtige Ausbreitung, *f'*, *f''*, *f'''* Entwickelung derselben bei der Verzweigung.

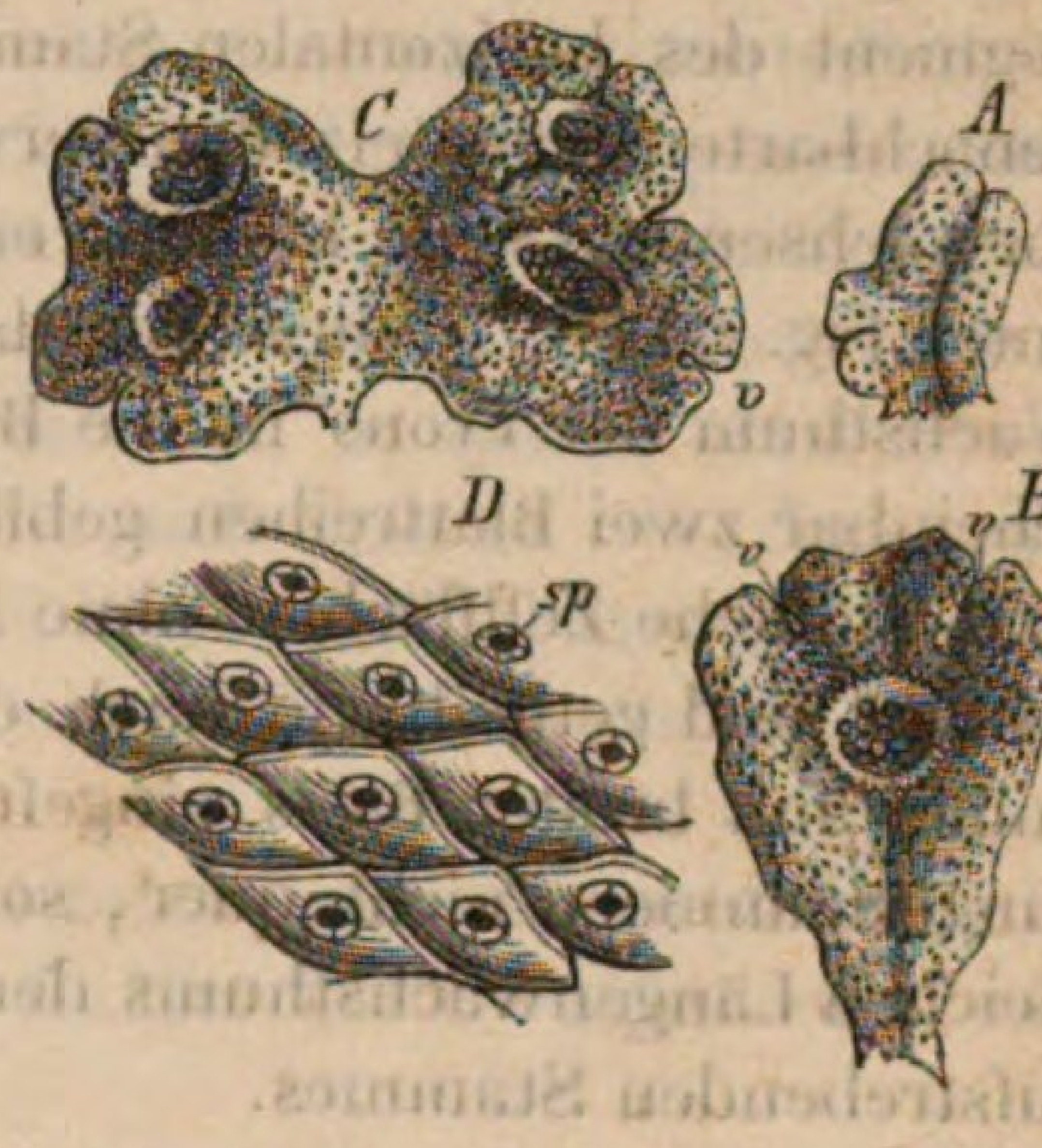


Fig. 202. Marchantia polymorpha, wenig vergrössert. *A*, *B* junge Sprossen, *C* die zwei aus einer Brutknospe entstehenden Sprosse mit Brutknospenbehältern; *v v* die eingebuchtete Scheitelregion; *D* ein Stück Epidermis von oben gesehen, *sp* Spaltöffnungen auf den rhombischen Feldern (stärker vergr.).

ganze Reihe gleichwerthiger Scheitelzellen enthält, da findet die Gabelung nach Kny, dem ich diese Angaben entlehne, einfach dadurch statt, dass die mittleren Scheitelzellen diesen Character aufgeben und in der Gewebebildung aufgehen; es entsteht ein sich hervordrängender Gewebelappen, der die Einbuchtung gewissermassen halbirt, in den Winkeln rechts und links neben ihm liegen dann die Gruppen der noch übrigen Scheitelzellen, die nun nach zwei Richtungen hin fortwachsend die Gabelsprosse bilden (Pellia epiphylla, Riccia, wahrscheinlich auch Marchantia); die Zahl dieser Scheitelzellen wird vor jeder Gabelung durch Längstheilungen vermehrt; eine solche Vermehrung findet auch schon deshalb statt, weil die seitlichen Scheitelzellen in der Gewebebildung der vorstehenden Thallusränder aufgehen.

Bei den beblätterten Jungermannien mit fadenförmigem Stamm endigt dieser in einer Scheitelzelle, welche oben gewölbt, abwärts von drei flachen Wänden, wie eine umgekehrte, dreiseitige Pyramide eingeschlossen wird; parallel zu diesen Wänden erfolgen die Theilungen der fortwachsenden Scheitelzelle, so dass die successiv gebildeten Segmente wie die Stufen einer Wendeltreppe zu liegen kommen, eine Lagerung, die übrigens sehr bald durch weitere Wachsthums- und Theilungsvorgänge verwischt wird; in typischen Fällen bildet jedes Segment ein Blatt, die Blätter stehen dreizeilig (Frullania dilatata, Madotheca u. a.), bei anderen nur zweizeilig, obgleich ebenfalls drei Reihen von Segmenten von der Scheitel-

zelle abgelegt werden; die Segmente der einen Reihe erzeugen dann keine Blätter, dafür aber zuweilen Haare (Plagiochila asplenioides, Jungermannia bicuspidata; diess nach Hofmeister). Die Art der Verzweigung dieser blättertragenden Stämme der Jungermannieen ist noch nicht näher bekannt; im ausgebildeten Zustand können die Zweigsysteme gegabelt oder monopodial erscheinen.

Die Blätter der Lebermoose werden gleich denen der Laubmoose dadurch angelegt, dass die Segmente der Scheitelzelle sich aus- und aufwärtswölbend eine Papille bilden, die durch eine Querwand abgetrennt wird; das innere untere Stück des Segments bildet einen Theil des Stammgewebes, das äussere wächst unter zahlreichen Zelltheilungen zum Blatt heran; bei den Riccien bildet jedes untere Segment des horizontalen Stammes eine Blattpapille, die seitlich mit denen der benachbarten Scheitelzellen verwächst; es wird so eine unter dem Scheitel hervorwachsende breite Lamelle erzeugt, die sich immer weiter vorschiebt; (vergl. unter Fig. 211 *A*, *b*) diese Blattlamellen bilden anfangs eine einzige Reihe, durch Wachsthum der Frons in die Breite werden sie in der Mittellinie zerrissen und scheinbar zwei Blattreihen gebildet. — Die Blätter aller beblätterten Lebermoose sind einfache Zellflächen ohne Mittelnerven, ganzrandig rundlich, gezähnt, geschlitzt und getheilt, je nach den Gattungen und Arten; sie sind dem Stamme immer mit breiter Basis eingefügt (stiellos) und häufig ist die Insertion bei den Jungermannieen nicht quer, sondern schief zur Stammaxe, eine Folge des ungleichen Längenwachsthums der Ober- und Unterseite des kriechenden oder schief aufstrebenden Stammes.

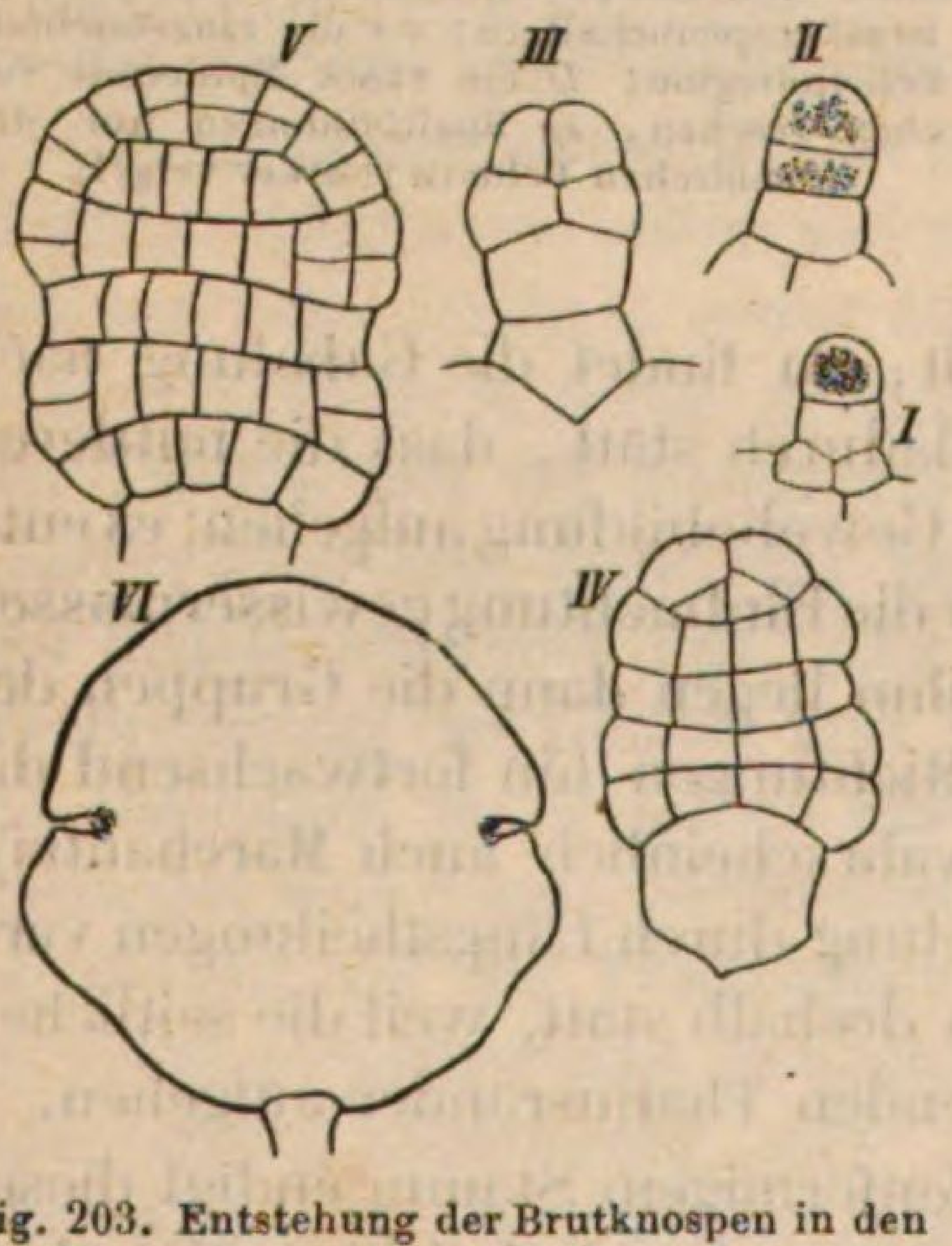


Fig. 203. Entstehung der Brutknospen in den Behältern von Marchantia polymorpha, Reihenfolge der Entwickelung nach den Zahlen *I—VI* (550).

Die ungeschlechtliche Propagation der Lebermoose wird einerseits durch das Absterben des Thallus oder foliosen Stammes von hinten her bewirkt, indem dadurch die Glieder der Zweigsysteme ihren Zusammenhang verlieren; seitliche Adventivsprossen frondoser Gattungen lösen sich auch schon vorher ab, um selbständig fortzuleben. Sehr häufig aber ist die Propagation durch Brutknospen. Diese entstehen bei den Anthoceroten im Inneren des Thallus, indem eine der Unterseite nähere Gewebezelle um ihren contrahirten Protoplasmakörper eine neue Haut bildet, sich theilt und einen kleinen Gewebekörper darstellt, der durch die acropetale Verwesung des umgebenden Mutterkörpers frei wird (Hofmeister). Bei anderen frondosen Formen, wie Aneura pinnatifida verwandeln sich ältere Zellen des Thallusrandes, indem sie sich stärker mit Inhaltsstoffen füllen und durch Theilungen die Natur eines Sprossendes annehmen, in Brutknospen; dasselbe findet am Blattrande vieler foliosen Jungermannieen statt (z. B. Madotheca). Auf der Oberseite der Frons von Marchantia und Lunularia werden besondere Behälter gebildet, auf deren Grund die gestielten Brutknospen in grosser Zahl entstehen; diese Behälter sind bei Lunularia halbmondförmig, vorn offen,

bei Marchantia gleichen sie einem flachen Körbchen (Fig. 202); die Umzäunung des Behälters ist in beiden Fällen eine Excrescenz der noch jungen Epidermis, die auch den Grund des Behälters bildet und hier in einem jugendlichen Zustande verharrt. Die Brutknospen entstehen als papillöse Auswüchse, die sich von der sie bildenden jungen Epidermiszelle abgrenzen und dann nochmals quertheilen; die untere Zelle bildet den Stiel, die obere theilt sich wiederholt und erzeugt eine, in der Mitte aus mehreren Schichten bestehende Scheibe, deren Rand rechts und links eine Einbuchtung annimmt, in welcher die Vegetationspuncte liegen; jede Brutknospe von Marchantia liefert also zwei nach entgegengesetzten Richtungen hin wachsende Sprossen, die aber bezüglich der Knospenaxe als opponirte Seitensprosse zu betrachten sind (vergl. Fig. 202 *C* und Fig. 203). Blasia pusilla, eine Jungermanniee mit flachem unterseits zweireihig beblättertem Stamm bildet ähnlich wie Anthoceros im Innern des Stammgewebes auf der Unterseite Brutknospen, ausserdem aber flaschenförmige Becher auf der Oberseite, in denen ähnlich wie bei Marchantia gestielte Brutknospen entstehen, die sich später, wie dort, von ihrem Stiel ablösen und aus dem Behälter herausfallen. Bei Calypogeia Trichomanis trägt eine blattlose Erhebung des Stengels ein aus Brutknospen bestehendes Köpfchen.

Der grossen Verschiedenheit der Wachsthumsverhältnisse entsprechend, ist auch die Entstehungsweise und der morphologische Ort der Geschlechtsorgane der Lebermoose sehr verschieden.

Die Antheridien entstehen bei den Anthoceroten unter der oberen Epidermis des Thallus in einem zu diesem Zweck gebildeten Intercellularraum aus einzelnen Zellen, welche den Boden dieses Raumes bilden; in allen übrigen Fällen sind es oberflächliche Zellen des Thallus oder Stammes, welche auswachsend, die Antheridien erzeugen, deren Stellung und Umhüllung eine sehr wechselnde ist. Mit Ausnahme der Riccien, wo das Antheridium so gut wie stiellos ist, besteht es im fertigen Zustand aus einem dünnen Stiel und dem kugeligen oder länglichen Behälter der Spermatozoidenzellen. Der Stiel ist entweder eine einfache Zellenreihe oder aus 2—4 Reihen zusammengesetzt; die Wand des Behälters besteht immer aus einer Zellschicht, an deren Innenwänden Chlorophyllkörner liegen, die sich bei der Reife gelblich färben; der ganze interstitienlose innere Raum des Behälters ist von sehr kleinen kubischen Zellen erfüllt, deren jede ein Spermatozoid erzeugt. Jede dieser kleinen Zellen scheint ihre Wand in 2 Schichten zu sondern, deren äussere als Intercellularsubstanz verschleimt, während die innere, sehr feine Schicht als Bläschen das Spermatozoid bis zur Entleerung umhüllt; die Entleerung findet bei Zutritt von Wasser durch Auseinanderweichen der Scheitelzellen des Behälters statt, bei Fossombronia fallen diese Zellen geradezu auseinander; die ruckweise in grosser Masse entleerten Spermatozoiden vereinzeln sich, während jedes noch in seiner Blase eingeschlossen ist, diese wird dann durchbrochen und das Spermatozoid schwimmt davon, es hat 2—3 Windungen. —

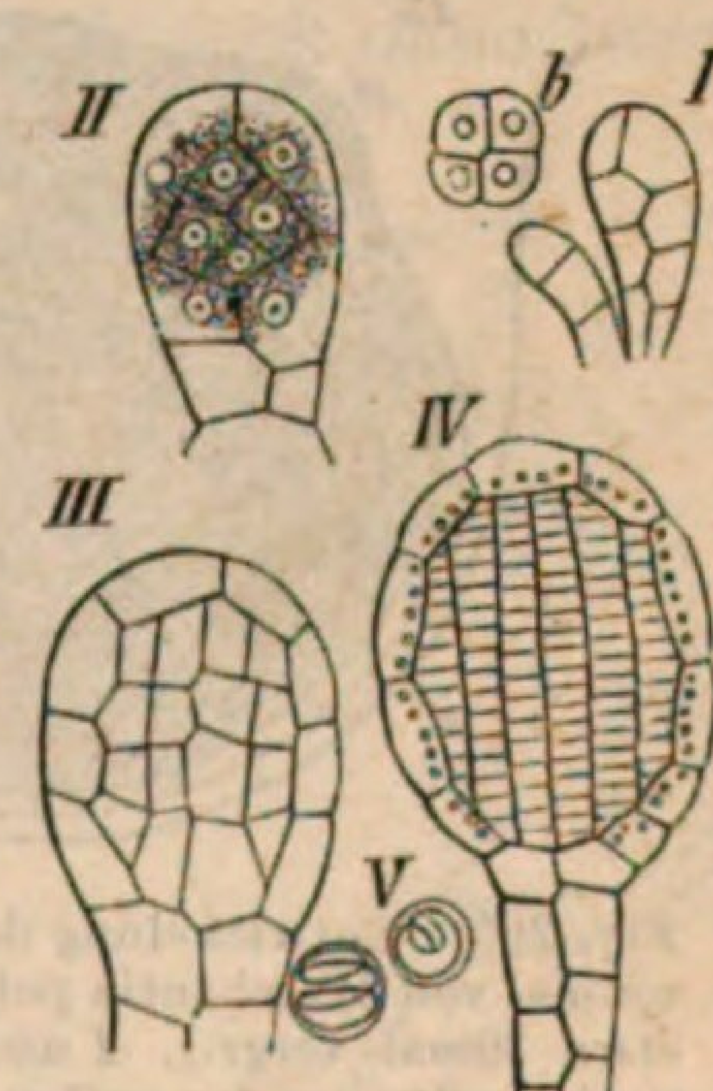


Fig. 204. Antheridienentwickelung von Anthoceros punctatus nach Hofmeister (300); *b* die Oberansicht von *I*. *V* Spermatozoiden in ihren Bläschen eingeschlossen (600).

Die Zellenfolge bei der Entstehung des Antheridiums scheint bei verschiedenen Gruppen namhaften Schwankungen zu unterliegen.

Die Archegonien entstehen bei Anthoceros durch Transformation bestimmter Gruppen von Gewebezellen der Oberseite des Thallus; bei allen übrigen Formen durch Theilungen einer oberflächlichen papillös auswachsenden Zelle des Thallus oder Stammes dicht hinter seiner fortwachsenden Spitze. Die Papille der jungen Epidermiszelle wird, durch eine Querwand abgeschnitten, zur Mutterzelle des Archegonium. Auch hier scheinen die maassgebendenZelltheilungsfolgen bei verschiedenen Gruppen verschieden zu sein. Die beistehende Figur mag zur Orientirung über die späteren Zustände des weiblichen Organs dienen.

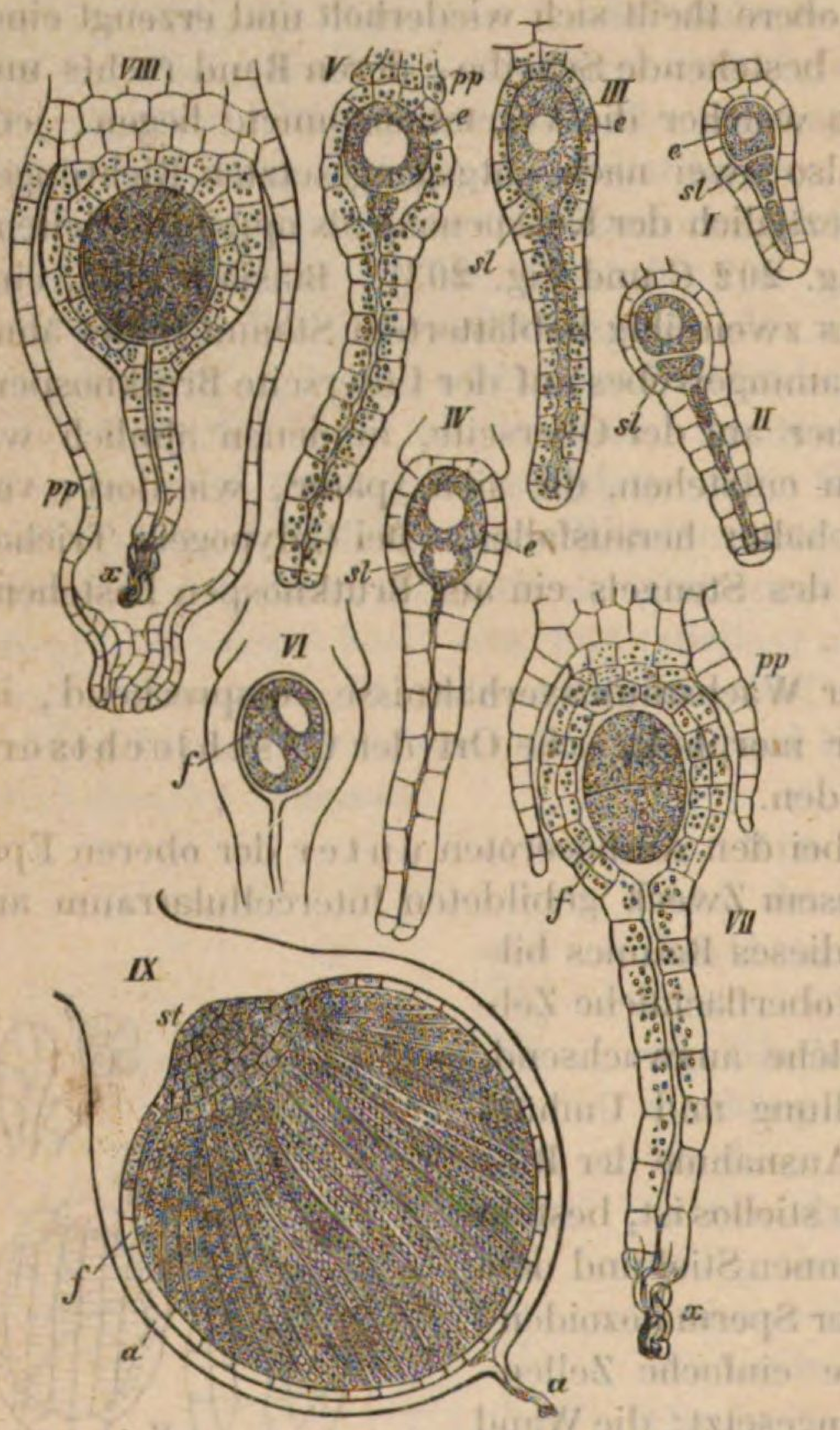


Fig. 205. Entwickelung der Archegonien und des Sporogoniums von Marchantia polymorpha (*I—VIII* 300mal, *IX* etwa 30mal vergr.). *I* und *II* junge Archegonien, *III*, *IV* nach Auflösung der axilen Zellenreihe des Halses; *V* eben zur Befruchtung bereit; *VI—VIII* nach der Befruchtung die Mündungszellen des Halses *x* erschlafft, der Embryo des Sporangiums *f* zeigt die ersten Theilungen; in diesen Figuren ist *sl* die unterste zuletzt verschleimende Zelle des axilen Stranges im Halse; *e* in *I—IV* die Centralzelle, *e* in *V* die unbefruchtete Eizelle, die nach Hofmeister in der Centralzelle um einen neuen Kern entsteht; *p p* in *V—VII* das sich entwickelnde Perianthium, — *IX* das unreife Sporogonium in dem zur Calyptra ausgewachsenen Archegoniumbauch; *a* Hals des letzteren; *f* Wandung der Sporenkapsel, *st* deren Stiel; im Innern der Sporenkapsel sind die langen, strahlig geordneten Fasern die jungen Elateren, dazwischen die Sporen.

Nach Kny bildet sich bei den Riccien das Archegonium folgendermaassen: Dicht hinter dem fortwachsenden Scheitel, wo die Frons ihre Zelltheilungen zur Vermittelung des Dickenwachsthums erst zum kleinsten Theil vollendet hat, wölbt sich eine der jüngsten Aussenzellen über ihre Nachbarinnen bedeutend hervor, und gliedert ihren freien kugeligen Theil durch eine Querwand ab; die Basalzelle liegt ganz in der Epidermis eingeschlossen und bleibt zunächst noch ungetheilt. Die obere Zelle aber wird successive durch 4 auf der Epidermisfläche senkrechte, excentrische Wände in fünf Zellen, eine mittlere und 4 seitliche, sie umhüllende, getheilt; die mittlere Zelle gliedert hierauf ihren oberen Theil durch eine Wand ab, wodurch eine kappenförmige Deckzelle entsteht; damit ist zugleich die Centralzelle des Archegonium gebildet, die somit von 4 seitlichen und einer oberen (Deckzelle) umgeben ist; nach unten hin ruht die Centralzelle auf der Basalzelle, die zwischen Epidermiszellen liegt. Damit ist das Archegonium in seinen wesent-

lichen Theilen angelegt. Die peripherischen vier Zellen verlängern sich unter Quertheilungen, wodurch der Bauch und Hals des Archegonium angelegt und die Deckelzelle emporgehoben wird; diese zerfällt in 4 Zellen. Indem in einer oder einigen der vier Zellreihen des Halses radiale Längswände auftreten, wird die Zahl der Zellreihen auf 6 oder 7 gesteigert. Unterdessen rundet sich die Centralzelle ab; sie wächst auch im Umfange, während der sie umgebende Bauchtheil des Archegonium durch radiale Wände seine Zellenzahl vermehrt aber einschichtig bleibt. Durch Auseinanderweichen der 4 Deckelzellen öffnet sich der Halscanal des nun flaschenförmigen Archegoniums, der also nach Kny's Darstellung durch Auseinandertreten der Halszellen entsteht. Dagegen wird bei Marchantia, Pellia und anderen Lebermoosen der Körper des Archegoniums aus fünf Zellreihen aufgebaut, deren eine, axile von den 4 anderen umgeben wird (Fig. 205 *I—III*); die unterste Zelle der axilen Reihe wird zur Centralzelle, während die anderen durch Verflüssigung ihrer Wände den Halscanal bilden, dessen Entstehung also hier eine andere wäre als bei Riccia. Die erste Anlage des Archegoniums wird in diesen Fällen nach Hofmeister dadurch hergestellt, dass eine papillös auswachsende Oberflächenzelle des Stammes oder Thalloms als Scheitelzelle durch abwechselnd nach rechts und links geneigte Wände 2 Reihen von Segmenten bildet, deren jedes durch eine radiale Wand getheilt wird, so dass das junge Archegonium zunächst aus 4 Längsreihen besteht; die axile Reihe, der auch die Centralzelle angehört, würde durch tangentiale Theilungen einer der Längsreihen hervorgebracht. Die Erweiterung des Bauches um die sich dehnende Centralzelle wird durch radiale Theilungen unterstützt; nach der Befruchtung treten auch tangentiale Theilungen ein, wodurch die Bauchwand zweischichtig wird.

Die Geschlechtsorgane der Lebermoose werden gewöhnlich auch dann, wenn sie äusserlichen Ursprungs sind, auf verschiedene Weise umhüllt. Die Antheridien der Riccien und Marchantien werden schon während ihrer Ausbildung von dem umgebenden Gewebe überwallt, so dass sie der Frons tief eingesenkt erscheinen; bei den foliosen Jungermannien sind sie von den dicht stehenden Blättern bedeckt. Mannigfaltiger ist dieses Verhalten bei den Archegonien; auch sie versinken sozusagen in das sie umgebende Gewebe bei den Riccien; bei einer Abtheilung der Jungermannieen, den Geocalyceen, entspringen sie auf kurzen Seitenzweigen, welche sich abwärts senken und, einer Feige ähnlich, aushöhlen, so dass die Archegonien in einem seitlich am Stamme hängenden Kruge enthalten sind; ein ähnliches Gebilde entsteht bei Aneura multifida durch sehr massige Ausbildung des Archegoniums (der Calyptra) selbst. In anderen Fällen, zumal bei den Jungermannien und Marchantieen erheben sich die den Archegoniumgrund unmittelbar umgebenden Zellen in Form eines Ringwalles, der sich zu einem, aus einer Zellschicht bestehenden krugförmigen oder sackartig gestalteten Behälter ausbildet (vergl. Fig. 205, *V*, *VI*); diess ist das Perianthium; dasselbe umschliesst entweder nur



Fig. 206. Vorderwand des jungen männlichen Hutes von Marchantia polymorpha (300, nach Hofmeister); *r* der fortwachsende Rand, *a*, *a*, *a* die Antheridien in verschiedenen Entwickelungsgraden; *sp* die Spaltöffnungen über den Lufthöhlen zwischen den Antheridien.

ein Archegonium, wie bei Marchantia, oder deren mehrere, wie bei Frullania und anderen Jungermannien. Bei Pellia epiphylla wird die hinter dem fortwachsenden Scheitel des Thallus gebildete Archegoniengruppe durch eine Gewebelamelle von hinten her überwachsen. In besonderer Mannigfaltigkeit treten diese Umhüllungen bei den verschiedenen Gattungen der Marchantieen auf.

2) Die zweite Generation, das Sporogonium, entsteht und bildet sich vollständig aus innerhalb des fortwachsenden Archegoniumbauches, der von nun an den Namen Calyptra führt. Das Sporogonium bleibt immer scharf begrenzt, es verwächst nirgends mit dem umgebenden Gewebe der ersten Generation, selbst dann nicht, wenn sich sein Stiel in dasselbe eindrängt (Fig. 205 *IX*).

Die äussere Form und innere Gliederung des Sporogoniums ist je nach den Gruppen sehr verschieden; bei den Anthoceroten ist es im fertigen Zustande eine langgezogene, aus dem Thallus hervorragende, zweiklappig aufspringende Schote, bei den Riccien eine dünnwandige Kugel, ganz mit Sporen erfüllt und sammt der Calyptra der Frons eingesenkt, bei den Marchantien ist es eine kurzgestielte Kugel, die neben Sporen noch Elateren umschliesst und sich unregelmässig zerreissend oder durch einen Ringschnitt mit einem abfallenden Deckel öffnet, nachdem es die Calyptra durchbrochen hat; bei den Jungermannien reift es ebenfalls innerhalb der Calyptra, durchbricht diese aber und erscheint nun als Kugel auf langem zartem Stiel; der Behälter besteht hierwie bei den Marchantien und Riccien im reifen Zustand aus einer Zellenschicht, zerreisst aber in vier kreuzförmig gestellte Lappen, an denen die Elateren hängen bleiben. Diese sind hier wie bei den Marchantien lange, spindelförmige Zellen, deren zarte farblose Aussenschicht innen 1—3 braune Schraubenbänder als Verdickungen trägt.

Die Anlage des Sporogoniums wird ebenfalls auf verschiedene Weise gebildet; jederzeit wird die befruchtete Eizelle im Archegonium zuerst in zwei Zellen getheilt, deren obere, dem Hals zugekehrte, die fortwachsende Scheitelzelle darstellt; diese aber theilt sich in ganz verschiedener Weise bei den verschiedenen Gruppen; bei Anthoceros durch schiefe, nach 4 Richtungen hin geneigte Wände, bei den Marchantien und Riccien durch wechselnd nach 2 Richtungen geneigte Wände, während die Sporogoniumanlage der Jungermannieen schon in frühester Jugend 4 wie Kugeloctanten neben einander liegende Scheitelzellen erhält, die sich gleichzeitig durch horizontale Querwände theilen. — Wenn auf diese Weise das junge Sporogonium seine bestimmte Höhe erreicht hat, z. Th. schon vorher, finden in den Segmenten der Scheitelzelle zahlreiche verschiedene Theilungen statt, wodurch der Aufbau vollendet wird; die Wandung des Sporenbehälters differenzirt sich von dem inneren Gewebe, aus welchem die Sporenmutterzellen hervorgehen sollen; werden Schleudern gebildet, so entstehen diese aus demselben Gewebe, indem die betreffenden Zellen früher aufhören sich querzutheilen, daher lang bleiben, während die zwischenliegenden sich abrunden und Sporenmutterzellen ergeben.

Auch die Art der Viertheilung der Letzteren ist verschieden. Die Mutterzellen von Anthoceros bilden erst 2, nach deren Auflösung 4 neue Kerne (neben dem primären Kern) die sich tetraedrisch ordnen; von aussen nach innen fortschreitend, treten die Theilungswände auf, wodurch die kugelige Mutterzelle in 4 tetraedrisch gestellte Sporen zerfällt; bei Pellia und Frullania dagegen beginnt die Theilung der Mutterzellen durch 4 tetraedrisch geordnete Aussackungen der-

selben, wodurch sie eine vierlappige Form erhält; durch Abschnürung zerfallen endlich die 4 Lappen deren jeder einen Kern enthält, und bilden ebenso viele Sporen; bei Pellia theilen sich diese unmittelbar darauf mehrmals und bilden somit die Anlage der Keimpflanze.

Die systematische Gliederung der Classe der Lebermoose führt zur Aufstellung von fünf Gruppen, nämlich;

1) Anthoceroten,
2) Riccieen,
3) Marchantieen,
4) Monocleen,
5) Jungermannieen,

von denen die ersten vier nur wenige Gattungen, die letzte sehr viele artenreiche Gattungen zählt; diese fünf Gruppen bilden wahrscheinlich nur zwei gleichberechtigte Reihen, nämlich:

1. Reihe:	2. Reihe:
Anthoceroten,	Riccieen,
Monocleen,	Marchantieen.
Jungermannien.	

Indem ich wegen der allgemeinen diagnostischen Charakteristik dieser Gruppen auf die Synopsis hepaticarum verweise, wird es dem Zwecke dieses Buches besser entsprechen, die wichtigsten Unterschiede an einigen Beispielen darzustellen, wobei ich die genannten Arbeiten, besonders die von Hofmeister und Kny zu Grunde lege.

1) Anthoceroten. Die bei uns im Sommer auf lehmigem Boden wachsenden Anthoceros laevis und punctatus entwickeln einen völlig blattlosen, bandartig flachen Thallus, dessen ziemlich unregelmässig ausgebildete Verzweigungen eine Kreisscheibe darstellen; die Regelmässigkeit der (dichotomischen) Verzweigung wird zumal durch Adventivsprosse

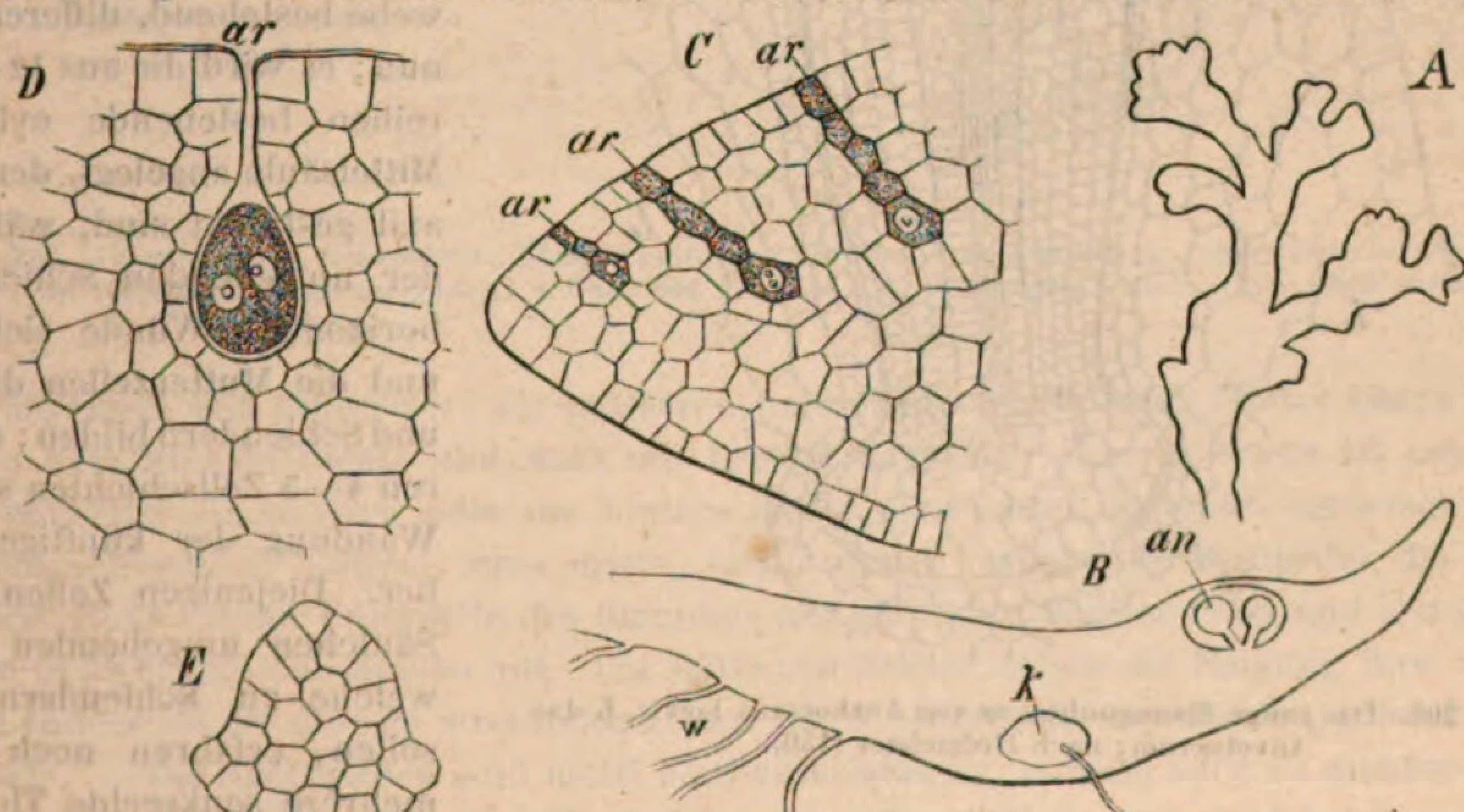


Fig. 207. Anthoceros laevis nach Hofmeister; *A* ein verzweigter Thallus; *B* Längsschnitt eines Sprosses, (40mal vergr.). *an* Antheridien unter der Deckzellenschicht, *k* Brutknospe. — *C* Längsschnitt durch den Scheiteltheil eines Sprosses, *ar* Archegoniumanlagen (500); *D*, *ar* befruchtetes Archegonium im Längsschnitt eines Sprosses, mit zweizelligem Embryo. — *E* mehrzelliger Embryo des Sporogoniums.

gestört, welche aus dem Thallusrande, bei A. punctatus sogar aus der Oberfläche hervortreten. Der Thallus ist mehrschichtig und die in den vorderen Einbuchtungen liegenden Scheitelzellen der Zweige theilen sich durch wechselnd auf- und abwärts geneigte Wände (Fig. 207 *C*). In den Thalluszellen, deren obere Schicht sich nicht als Epidermis differenzirt,

bildet sich nur ein Chlorophyllkörper, der den Zellkern umgiebt. — Die Antheridien und Archegonien entstehen anscheinend regellos auf der Oberseite des Thallus, beide im Innern desselben. Die Anlage der Antheridien wird eingeleitet dadurch, dass sich eine kreisförmige Gruppe von Zellen der Aussenschicht abhebt, es entsteht ein breiter Intercellularraum, von dessen unteren Grenzzellen nach einigen senkrechten Theilungen sich mehrere papillös erheben und die Antheridien bilden, deren Lage durch Fig. 207 *an*, deren Bildungsweise durch Fig. 204 veranschaulicht ist; erst wenn die Chlorophyllkörnchen in den Antheridienwandungen sich gelb färben und ihre Spermatozoiden reif sind, zerreisst die Decke der Höhlung, die Antheridien entlassen, an der Spitze sich öffnend, ihren Inhalt. — Noch weit abweichender von allen übrigen Lebermoosen entstehen die Archegonien (Fig. 207 *C, ar*), eine von aussen nach innen ragende Zellreihe, hervorgegangen aus den Theilungen eines oberen Segments der Scheitelzelle des Sprosses, füllt sich mit Protoplasma, die unterste Zelle dieser Reihe schwillt an und wird zur Centralzelle des Archegoniums; während diese heranwächst und sich rundet, lösen sich die anderen Zellen der Reihe auf, es entsteht so der in's Innere führende Halscanal (*ar* Fig. 207 *D*), umgeben von sechs Zellreihen. Nach der Befruchtung wird die Eizelle zuerst durch eine schiefe Wand getheilt, in der oberen der beiden Zellen, die zur Scheitelzelle wird, treten noch einige alternirend rechts und links geneigte Wände auf; sodann aber treten die letzteren nach vier Richtungen hin alternirend auf. Während sich nun die Anlage des Sporogoniums zu einem vielzelligen unten verbreiterten Körper umgestaltet (Fig. 207 *E*), wächst das umgebende Gewebe des Thallus unter zahlreichen Theilungen zu einem aufwärts emporgewölbten Involucrum heran, welches später von dem sich verlängernden Sporogonium durchbrochen wird; dieses, bisher aus homogenem Gewebe bestehend, differenzirt sich nun; es wird die aus 12—16 Zellreihen bestehende cylindrische Mittelsäule angelegt, deren Zellen axil gestreckt sind, während die der umgebenden Schicht durch horizontale Wände sich theilen und die Mutterzellen die Sporen und Schleudern bilden; die äusseren 4—5 Zellschichten stellen die Wandung der künftigen Schote her. Diejenigen Zellen der das Säulchen umgebenden Schicht, welche zu Schleudern werden sollen, erfahren noch eine bis mehrere senkrechte Theilungen; die Schleudern sind hier querliegende Zellreihen, in denen sich keine Schraubenbänder bilden; die zwischen ihnen liegenden Zellen runden sich ab, isoliren sich von der Spitze des Behälters basipetal fortschreitend und nachdem sie sich noch vergrössert haben, beginnt die bereits oben erwähnte Viertheilung, aus welcher die tetraedrischen Sporen hervorgehen. Das Sporogonium streckt sich, bildet einen etwa 15—20 Mill. hohen Stift, dessen braune Wandung von oben nach unten fortschreitend in zwei Klappen aufspringt.

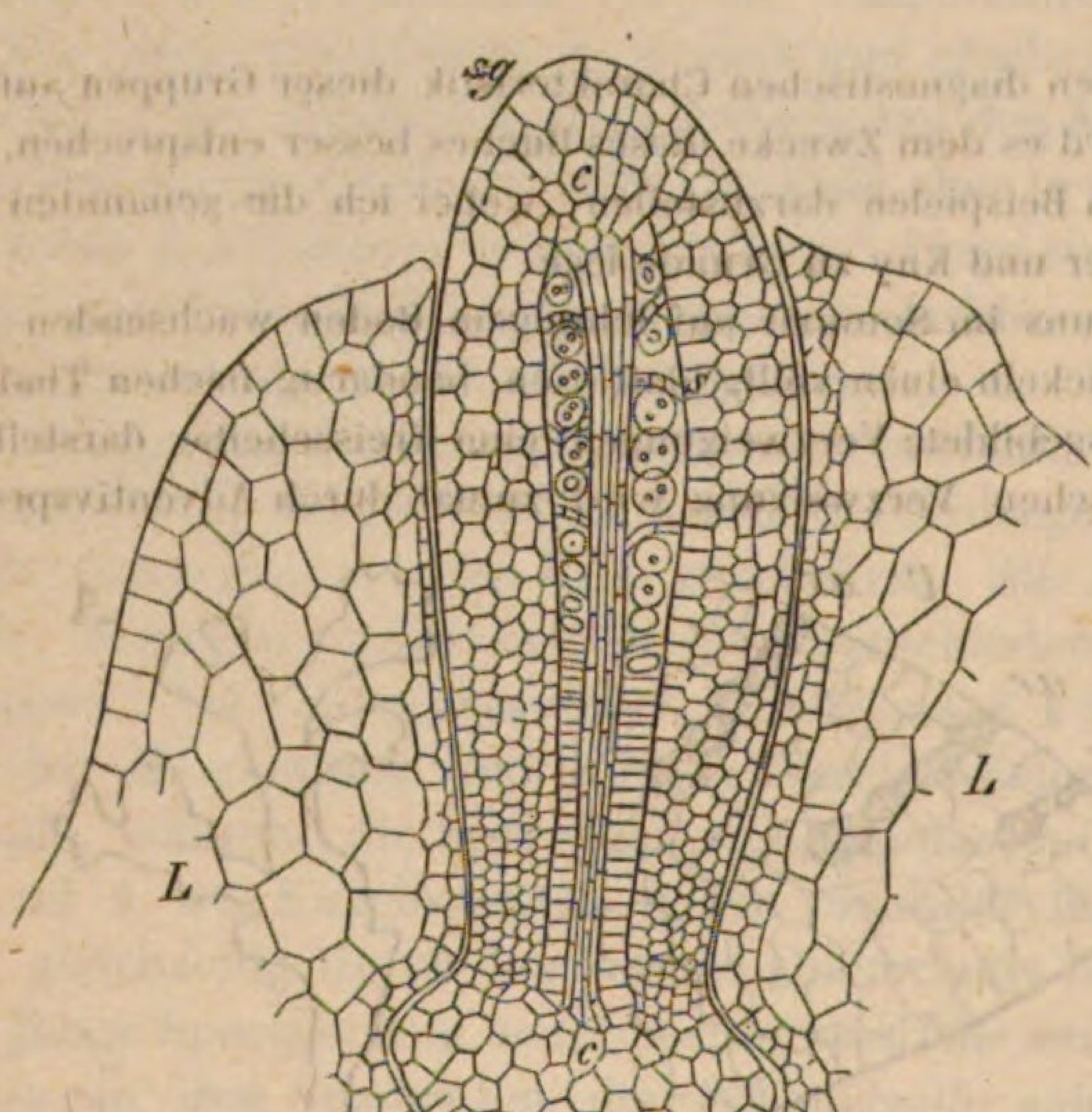


Fig. 208. Das junge Sporogonium *sg* von Anthoceros laevis, *L* das Involucrum; nach Hofmeister (150).

2) Die Abtheilung Monocleae scheint nach den Angaben der Synopsis hep. Uebergangsformen von den Anthoceroten zu den Jungermannieen zu enthalten; das lange Sporo-

gonium hat longitudinale Dehiscenz, keine Columella, die erste Generation ist entweder frondos oder folios.

3) Die Jungermannieen; ihr Sporogonium ist eine meist langgestielte rundliche Kapsel, deren Wandung in der Jugend zweischichtig ist, durch Resorption der inneren Zellschicht aber bei der Reife einschichtig wird; sie zerreisst bei der Sporenaussaat in vier (selten mehr) longitudinale Lappen und enthält Elateren mit 1 — 3 Schraubenbändern. Ein Perianthium ist nicht immer vorhanden (Gymnomitrium). Das Sporogonium erhält seine volle Ausbildung innerhalb des zur Calyptra umgewandelten Archegoniumbauches, der vor der Sporenaussaat durch Streckung des Stiels zerrissen wird. Nach dem Wuchs der ersten Generation zerfällt die Abtheilung in zwei Gruppen, in frondose und foliose. Die wichtigeren frondosen Formen, Pellia, Aneura, Metzgeria wurden schon oben mehrfach genannt; Blasia und Fossombronia bilden Uebergänge zu den mit dünnem beblättertem Stamm versehenen echten Jungermannieen. Der Stengel derselben ist kriechend oder aufstrebend, hat



Fig. 209. Inflorescenz von Radula complanata; *ar* Archegonium, *an* Antheridien *b* Blatt, nach Hofmeister.

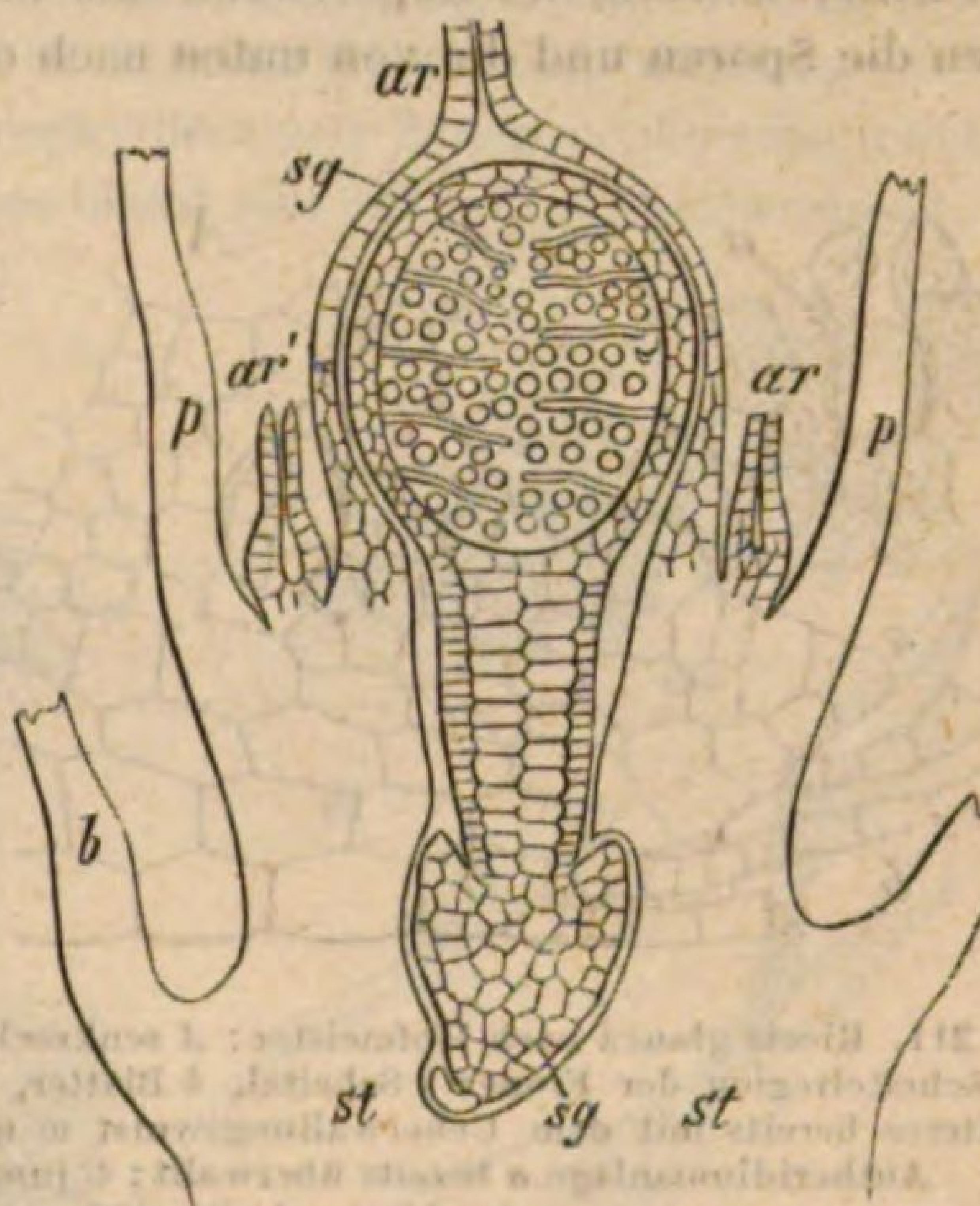


Fig. 210. Jungermannia bicuspidata, Längsschnitt des unreifen Sporogonium *sg*, umgeben von der Calyptra *ar*; *ar'* unbefruchtete Archegonien; *p* Basis des Perianthium, *st* Stengel, *b* Blatt. (200) nach Hofmeister.

also eine Ober- und Unterseite; die grösseren, mannichfach geformten Blätter sitzen in zwei Reihen dem Stengel rechts und links mit breiter Basis auf; ihre Insertion ist schief und zwar entweder die vordere oder die hintere Hälfte nach unten gerichtet (unterschlechtige und oberschlechtige Blätter); eine dritte, nicht immer vorhandene Blattreihe, die Amphigastrien, steht auf der Unterseite des Stammes mit quergestellter Insertion und löst sich zuweilen in zwei seitliche Reihen auf. Die seitlichen Blätter haben die Neigung ihre ventrale Hälfte anders als die dorsale auszubilden, jene nicht selten mit verschieden geformten Anhängseln. — Die Antheridien sind meist blattwinkelständig, einzeln oder zu mehreren, nur selten extraaxillär (Fossombronia, Haplomitrium). Die Archegonien sind bei den eben genannten Gattungen blattwinkelständig, bei den meisten übrigen endständig, oft an kurzen Seitenzweigen, die bei den Geocalyceen und Calypogeia einen der Erde eingesenkten Becher bilden. Bei der Mehrzahl der Gattungen werden die befruchteten Archegonien von einem Perianthium eingehüllt. Bei den von Hofmeister untersuchten Arten wird die befruchtete Eizelle zuerst durch eine Querwand, d. h. rechtwinkelig zur Archegoniumaxe getheilt. Nur die obere, dem Archegoniumhals zugewendete der beiden Zellen theilt sich weiter, sie ist die Scheitelzelle des Sporogoniums, die sich zuweilen erst noch ein bis zweimal quertheilt; dann tritt in ihr eine Längswand auf, es entstehen zwei Scheitelzellen, die sich demnächst

in vier Scheitelzellen, welche nebeneinander liegen wie die Octanten einer Halbkugel, umwandeln.

Der Basaltheil des heranwachsenden Sporogoniums verdickt sich rübenförmig und drängt sich in das Stengelgewebe hinab, von diesem (als Vaginula) fest umschlossen und ernährt. — Wenn das junge Sporogonium einen vielzelligen oben verdickten Körper darstellt, so beginnt die Differenzirung der Kapselwand von dem inneren Gewebe, welches Sporen und Schleudern bilden soll; bei Frullania ist es eine einzige quergestellte, kreisförmige Platte von Zellen unter der Kuppel der jungen Kapsel, aus denen die senkrecht stehenden Schleudern und durch weitere Theilungen die Sporenmutterzellen hervorgehen, ein Verhalten, welches an die Lagerung der Sporenmutterzellen bei Sphagnum erinnert; bei den meisten echten Jungermannien ist es dagegen eine aus senkrechten Zellreihen bestehende Säule von Gewebe (umgeben von der zweischichtigen Kapselwand) aus welcher die Schleudern und Sporen hervorgehen; jene liegen in diesem Falle horizontal, von der idealen Längsaxe der Kapsel zur Wandung hin ausstrahlend (Fig. 210). — Bei Pellia bildet nach Differenzirung der Kapselwand das innere fertile Gewebe eine Halbkugel, aus deren Zellen die Sporen und die von unten nach oben ausstrahlenden Schleudern entstehen, erinnernd an die Verhältnisse bei den Marchantien.

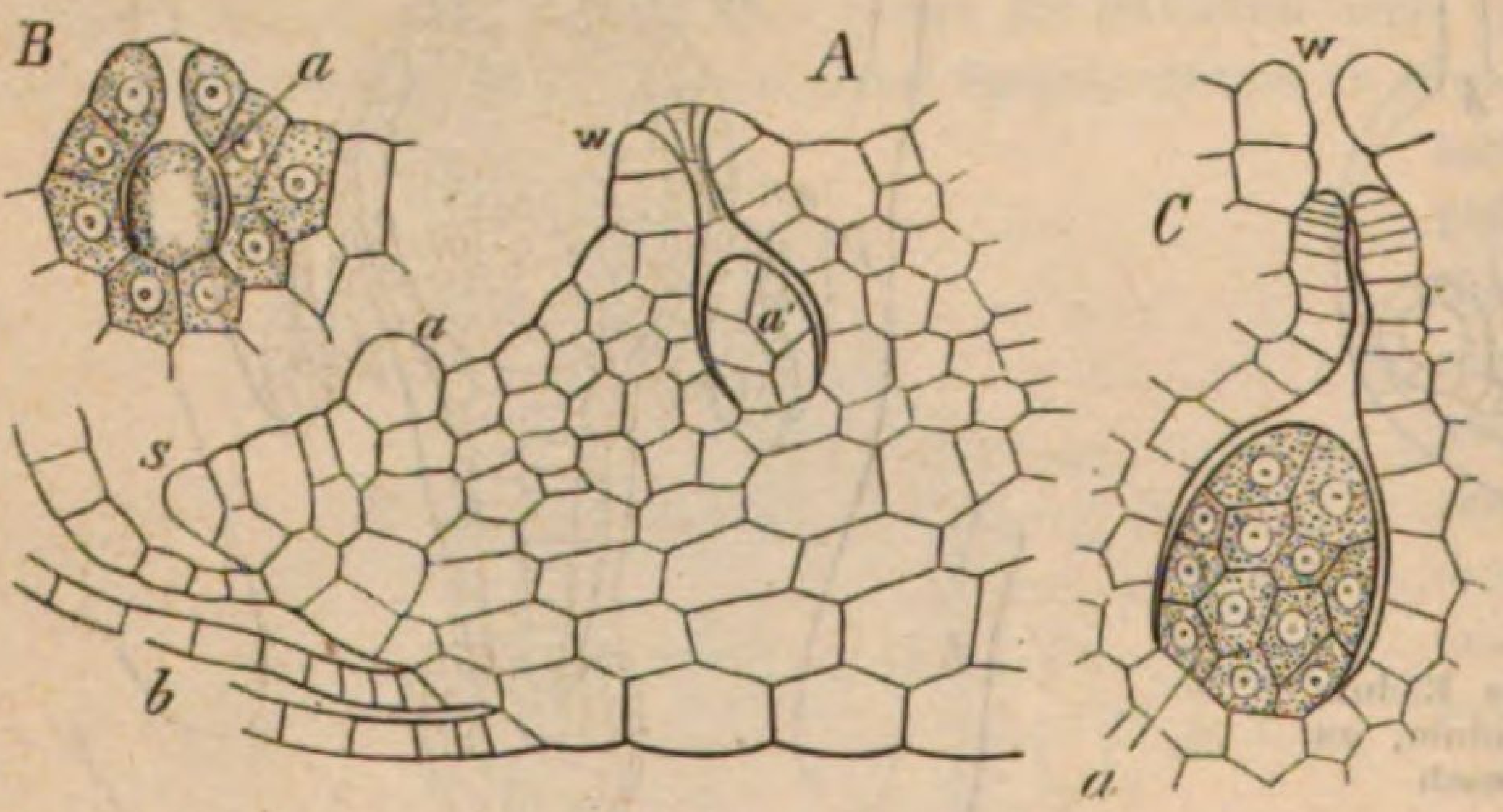


Fig. 211. **Riccia glauca** nach Hofmeister: *A* senkrechter Längsschnitt durch die Scheitelregion der Frons; *s* Scheitel, *b* Blätter, *a* junges Antheridium, *a'* älteres bereits mit dem Ueberwallungswulst *w* umgeben (500); *B* eine Antheridiumanlage *a* bereits überwallt; *C* junges Antheridium *a* im Längsschnitt (500).

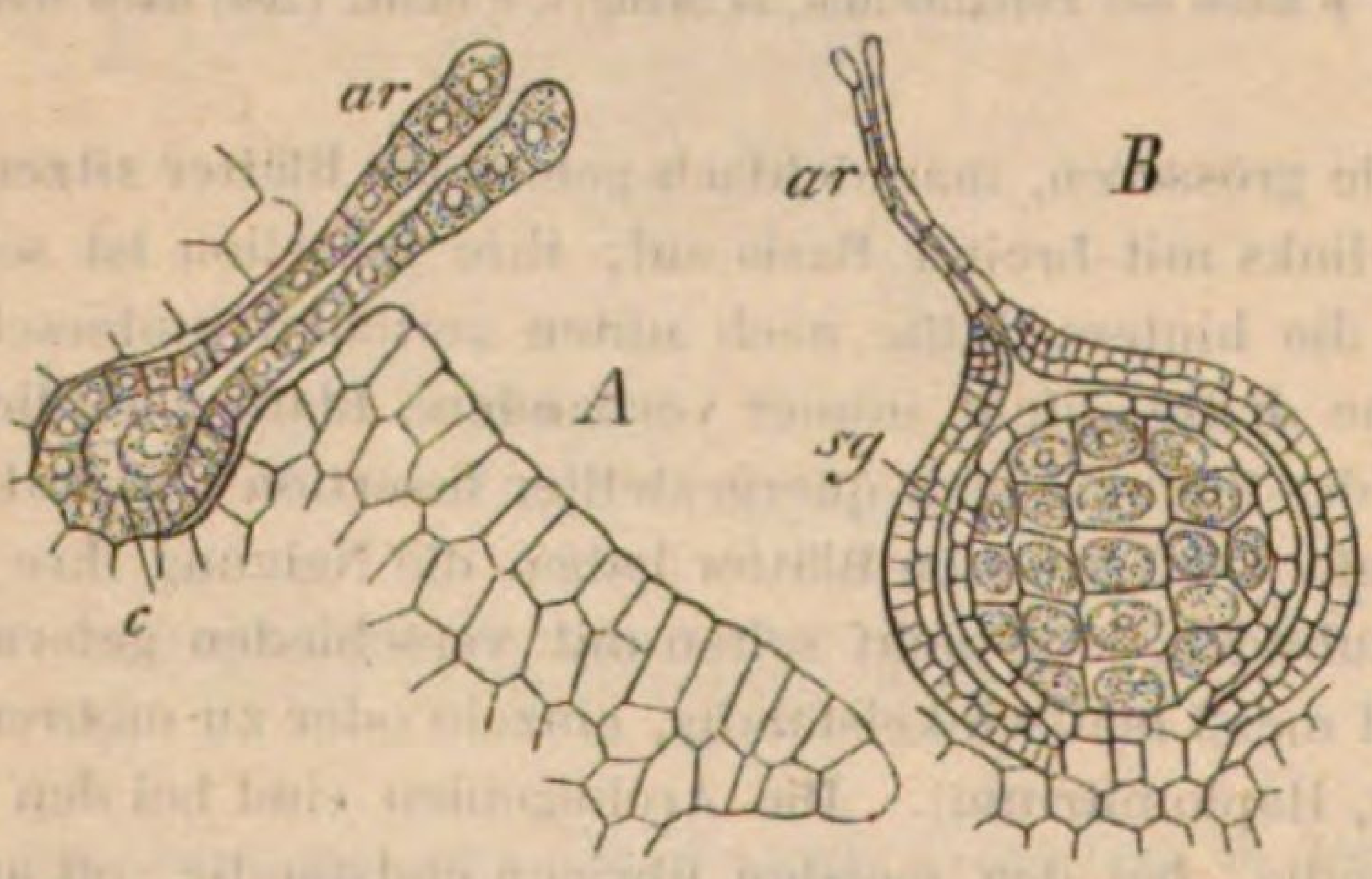


Fig. 212. **Riccia glauca** nach Hofmeister; *A* Scheitelregion im senkrechten Längsschnitt; *ar* Archegonium, *c* Centralzelle (500). — *B* das unreife Sporogonium *sg* von der Calyptra umgeben, die noch den Archegoniumhals *ar* trägt (300).

4) Die **Riccien** bilden eine flache, schwimmende, oder auf der Erde angewurzelte dichotomisch verzweigte Frons, deren Scheitelzellen zu mehreren nebeneinander in der vorderen Einbuchtung der Zweige liegend, durch auf- und abwärts geneigte Wände getheilt werden. Auf der Oberseite wird eine deutliche Epidermis, aber ohne Spaltöffnungen, differenzirt, unter welcher das oft mit Luftlücken versehene grüne Gewebe liegt, das aus den oberen Segmenten der Scheitelzellen hervorgeht; die Unterseite ist mit einer Längsreihe quergestellter Lamellen besetzt, die aus den unteren Segmenten unmittelbar hervorgehend, als Blätter zu betrachten sind; später zerreissen sie der Länge nach und bilden zwei Reihen; zwischen ihnen entstehen zahlreiche Wurzelhaare mit nach innen vorspringenden zapfenartigen Verdickungen.

Die Archegonien und Antheridien entstehen auf der Oberseite aus papillenartig hervorwachsenden jungen Epidermiszellen, und werden bei ihrer Ausbildung von dem umgeben-

den Gewebe überwallt (Fig. 211); über den sitzenden Antheridien bildet dieses Involucrum zuweilen einen hoch emporragenden Hals. Die Antheridiumpapille wird durch Querwände in Scheiben zerlegt, die durch senkrechte Theilungen ein kleinzelliges Gewebe, die Mutterzellen der Spermatozoiden, liefern; am reifen Antheridium ist keine Wandung zu unterscheiden. Die Archegonien, deren Entwickelung schon geschildert wurde, ragen zur Befruchtung noch über die Frons empor, werden dann überwallt und erzeugen aus ihrer Centralzelle das kugelige, nicht gestielte Sporogonium mit einschichtiger Wand und ganz mit Sporen, ohne Schleudern, erfüllt. Die Sporen werden durch Verwesung des umgebenden Gewebes frei. Bei manchen kommen Brutknospen vor.

5) Die Marchantieen sind sämmtlich gleich den vorigen frondos; die Frons flach, bandartig, dichotomisch verzweigt, mit Mittelnerv, immer mehrschichtig; die Unterseite bildet neben zahlreichen Haaren mit zapfenartigen, einwärts vorspringenden Verdickungen, die einer schraubigen Einschnürung des Haarschlauches aufsitzen, auch zwei Reihen blattähnlicher Lamellen, ähnlich wie die Riccien. Die Oberseite der Frons ist mit einer sehr scharf differenzirten Epidermis bedeckt, welche von grossen eigenthümlich geformten Spaltöffnungen durchbohrt ist; jede derselben steht bei Marchantia, Lunularia u. a. in der Mitte eines rhomboidalen Feldes; diese Felder sind Stellen der Epidermis, welche grosse Luftlücken überwölben, aus deren Boden die chlorophyllhaltigen Zellen confervenähnlich hervorsprossen, während das übrige Gewebe farblos bleibt und aus langen, horizontalen, interstitienlosen Zellen besteht (vergl. p. 72 Fig. 64).

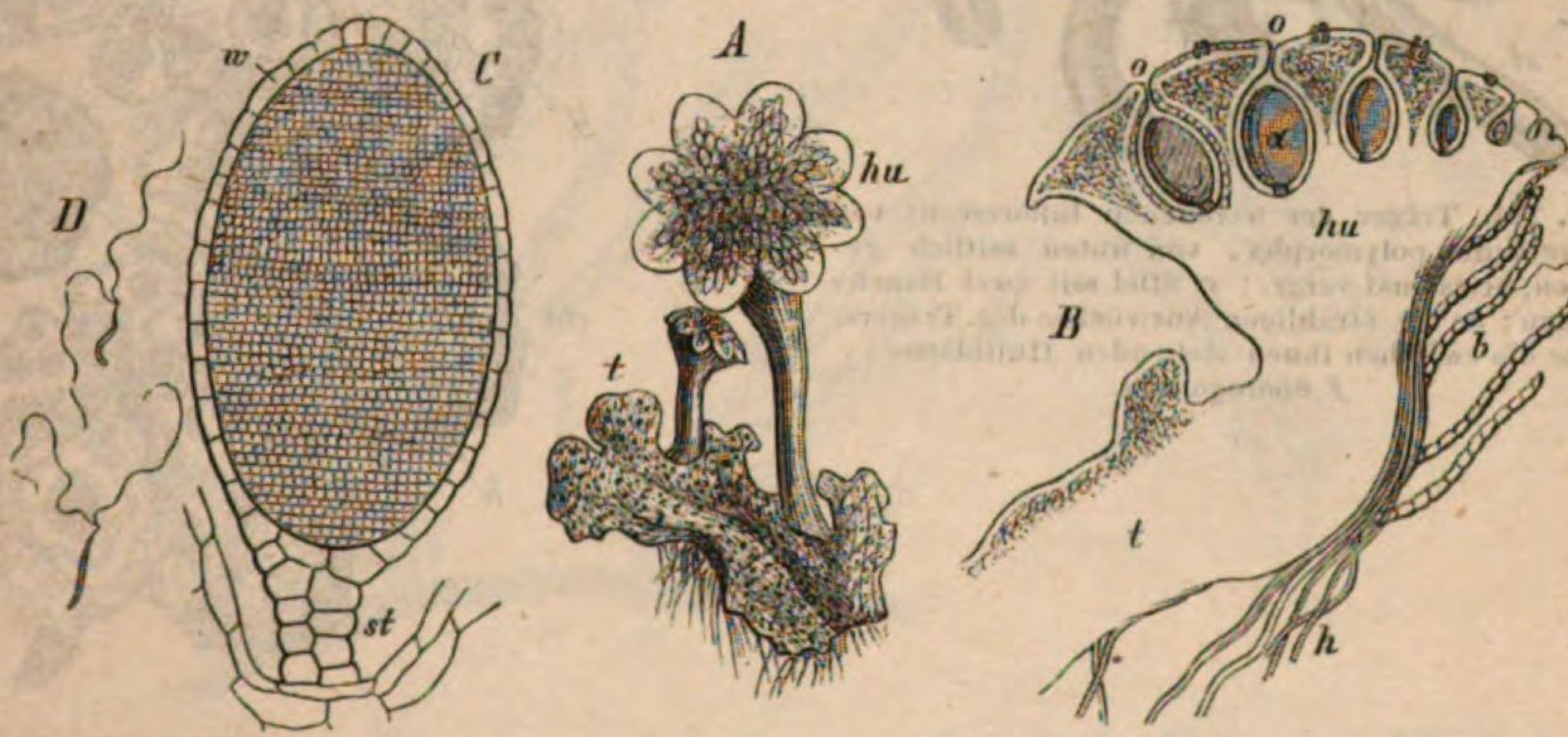


Fig. 213. Marchantia polymorpha: *A* ein Zweig der Frons *t* mit zwei aufstrebenden Zweigen, welche Antheridienstände tragen (*hu*); *B* senkrechter Längsschnitt durch einen noch fortwachsenden Antheridienträger *hu* und den Theil der Frons *t*, aus welcher er entspringt; *b b* Blätter, *h* Wurzelhaare in einer Bauchrinne des Antheridienträgers; *o o* die Oeffnungen der Höhlen, in denen die Antheridien sitzen. — *C* ein beinahe reifes Antheridium, *st* dessen Stiel, *w* die Wandung. — *D* zwei Spermatozoiden, diese 800mal vergr.

Die Geschlechtsorgane der Marchantieen bilden monöcische oder diöcische Inflorescenzen. Die Antheridien, obwohl aus oberflächlichen Zellen, ähnlich wie bei Riccia entstehend, sind der Oberseite der Frons eingesenkt, von dem umgebenden Gewebe überwallt; sie befinden sich zu mehreren oder sehr vielen dicht beisammen auf Receptakeln, welche scheibenförmig oder schildförmig, sitzend oder gestielt und eigenthümlich umgeformte Zweige der Frons sind. Die Archegonien sind nur bei den Targionieen dem Scheitel eines gewöhnlichen Sprosses eingefügt, bei den übrigen bilden sie sich auf einem metamorphosirten Zweige, der sich stielartig erhebt und seinen Gipfel in verschiedener Weise ausbildet. Ihm entspriessen die Archegonien nach unten oder auswärts gekehrt. Mit der sehr verschiedenen Form des Archegonien tragenden Theils geht eine ebenso mannichfaltige Art der Umhüllung der Archegonien durch Involucren oder Perianthien Hand in Hand. Da es nicht möglich ist, diese Verhältnisse in Kürze darzulegen, so mag die in dieser Hinsicht am vollkommensten ausgestattete Marchantia polymorpha als Beispiel dienen. Die Figurenerklärung

wird hinreichen, wenigstens das Wesentlichste klar zu machen. Ausführliches findet man bei Hofmeister (Vergl. Unters.) und bei Mirbel Recherches anatomiques et physiologiques sur le March. polym. in Mém. de l'Acad. des sciences de l'institut de France T. XIII).



Fig. 214. Träger der weiblichen Infloreseenz von Marchantia polymorpha, von unten seitlich gesehen, etwa6mal vergr.; *st* Stiel mit zwei Bauchrinnen; *sr* die strahligen Auswüchse des Trägers, *pc* die zwischen ihnen stehenden Hüllblätter; *f* Sporogonien.



Fig. 215. Marchantia polymorpha. *A* senkrechter Längsschnitt durch einen weiblichen Hut *hu*; *b b* Blätter, *h* Wurzelhaare in seiner Bauchrinne, *g* grosse Zellen zwischen den Lufthöhlen der Oberseiten. — *B* Grundriss eines älteren Hutes (halb) und seines Stieles *st*: *chl* das chlorophyllhaltige Gewebe des Hutes, *g* grosse hyaline Zellen; *pc* die gemeinschaftlichen Hüllblätter (*pc* in Fig. 214), *a* unbefruchtete Archegonien, *p p* die Perianthien der befruchteten Archegonien. — *C* senkrechter Tangentialschnitt durch den Hut; *a* zwei Archegonien, *pc* gemeinsame Hülle.

Die meist kurz gestielte Kapsel des Sporogoniums der Marchantieen enthält Schleuderzellen, die vom Grunde aus nach der Peripherie hin ausstrahlen (Vergl. Fig. 205 *IX*); sie zerreisst entweder am Scheitel mit zahlreichen Zähnen, zuweilen vierlappig, wie bei den Jungermannieen, oder es löst sich der obere Theil durch einen ringförmigen Riss als Deckel ab. Der eigenthümlichen Brutknospen und ihrer Behälter wurde schon oben gedacht.

Classe 6.

Die Laubmoose[1]).

Von der keimenden Spore bis zur Bildung neuer Sporen werden bei den Laubmoosen wenigstens drei verschiedene Generationen durchlaufen: 1) die Spore erzeugt einen confervenartigen Thallus, den Vorkeim oder das Protonema; 2) aus diesem entsteht durch seitliche Sprossung die eigentliche Laubmoospflanze, mit Differenzirung von Stamm und Blatt, an der sich die Geschlechtsorgane bilden; 3) aus der Eizelle des befruchteten Archegonium bildet sich endlich das Sporogonium, in welchem die Sporen (aber keine Schleudern) aus einem kleinen Theil des inneren Gewebes entstehen.

1) Das Protonema entsteht als schlauchförmige Ausstülpung der inneren Sporenhaut, die sich durch Spitzenwachsthum unbegrenzt verlängert und durch Querwände gliedert; die Gliederzellen erfahren keine intercalaren Theilungen,



Fig. 216. Funaria hygrometrica, *A* keimende Sporen, *v* Vacuole, *w* Wurzelhaar, *s* Exosporium; *B* Theil eines entwickelten Protonema, etwa drei Wochen nach der Keimung; *h* ein niederliegender Hauptspross mit gebräunter Wandung und schiefen Querwänden, aus welchem die aufstrebenden begrenzten Zweige hervorgehen; bei *K* Anlage einer blättertragenden Axe mit Wurzelhaar *w* (*A* 550mal, *B* etwa 90mal vergr.).

bilden aber unmittelbar hinter den Querwänden Zweige, die sich durch Querwände gliedern und gewöhnlich ein begrenztes Spitzenwachsthum zeigen; sie können ihrerseits Verzweigungen höherer Ordnung produciren. Der dem Keimschlauch gegenüberliegende Theil des Endosporiums kann sich zu einem hyalinen Rhizoid entwickeln, welches in den Boden eindringt. Die Zellhäute der Proto-

1) W. P. Schimper: Recherches anat. et physiol. sur les Mousses (Strassburg 1848). — Lantzius-Beninga: Beiträge zur Kenntniss des Baues der ausgewachsenen Mooskapsel, insbesondere des Peristoms (mit prächtigen Abbildungen) Nova Acta Acad. Leopold. 1847). — Hofmeister: Vergl. Unters. 1851. — Hofmeister in: Berichte der Königl. Sächs. Gesellsch. der Wiss. 1854. — Derselbe: Entwickelung des Stengels der beblätterten Muscineen (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. III). — Unger: Ueber den anat. Bau des Moosstammes (Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. 43, p. 497). — Karl Müller: Deutschlands Moose (Halle 1853).

nemafäden sind anfangs farblos, die Hauptaxen aber legen sich auf den Boden oder dringen selbst in diesen ein und dann nehmen ihre Häute eine braune Färbung an, während die vorher rechtwinkelig zur Wachsthumsaxe gestellten Querwände schief werden und nach verschiedenen Richtungen hin geneigte Lagen annehmen (Fig. 216 *B*, *h*); die oberirdischen Gliederzellen entwickeln reichlich Chlorophyllkörner, das Protonema ernährt sich daher selbständig durch Assimilation und gewinnt nicht nur bei manchen Gattungen eine bedeutende Grösse, indem es Flächen von einem bis mehren Quadratzollen mit seinen dichtverwirrten Fäden rasenartig überzieht, sondern auch seine Lebensdauer ist zuweilen eine sozusagen unbegrenzte; bei den meisten Laubmoosen verschwindet es allerdings, nachdem es die belaubten Stämme als Seitenknospen erzeugt hat; wo diese Letzteren aber sehr klein bleiben und kurze Lebensdauer besitzen, wie bei den Phascaceen, Pottia, Physcomitrium u. a. da bleibt das Protonema auch dann noch lebenskräftig, wenn es die belaubten Pflanzen erzeugt hat und wenn auf diesen das Sporogonium bereits ausgebildet ist; in solchen Fällen hat man gleichzeitig alle drei Generationen des Entwickelungskreises im organischen Zusammenhange vor sich. Von den übrigen Laubmoosen weicht die Gattung Sphagnum insofern ab, als hier das Protonema auf fester Unterlage sich entwickelnd, einen flächenförmigen verzweigten Vorkeim erzeugt, auf dem sich die Blattknospen bilden; etwas Aehnliches habe ich bei Tetraphis gefunden.

2) Die Geschlechts-Generation, d. h. die blättertragende Axe, die später die Geschlechtsorgane bildet, entsteht an den unteren Gliederzellen der



Fig. 217. Protonematischer Wurzelausschlag von Mnium hornum mit blattbildenden Knospen *k*; *w w* die Wurzelhaare eines umgekehrten Rasens, aus denen die Protonemafäden *n n* hervorsprossen (90).

Seitenzweige des Protonemas, niemals scheint sich die Scheitelzelle eines gewöhnlichen Protonemafadens selbst zur Anlage der beblätterten Pflanze umzugestalten. Wo eine solche entstehen soll, da tritt aus einer unteren Gliederzelle ein kurzer Schlauch hervor, der nach Abgrenzung durch eine Querwand noch eine oder zwei solche bildet und dessen Scheitelzelle nun sofort zur Scheitelzelle der Moospflanze wird, indem sie sich durch rasch aufeinanderfolgende, gewöhnlich nach drei Richtungen geneigte Wände theilt; die Scheitelzelle wird somit eine nach oben gewölbte, abwärts umgekehrt dreiseitige Pyramide. Die von der Scheitelzelle abgelegten Segmente wölben sich auswärts und aufwärts, worauf die breite Papille

durch eine Querwand abgeschnitten wird; die innere Zelle des Segments bildet nun durch weitere Theilungen einen Theil des Stammgewebes, welches sich somit aus wendeltreppenartig geordneten, im Grundriss dreiseitigen Gewebeplatten (Fig. 99 p. 118) aufbaut; die nach aussen gewölbte Tochterzelle jedes Stamm-Segments wächst in dieser Richtung weiter und wird in Segmente zerlegt, deren weitere Theilungen das Blattgewebe herstellen. Auf diese Weise müssten nun die Blätter in drei Reihen am Stamme geordnet sein, es ist dies aber nur selten der Fall, da sie meist in Schraubenlinien stehen, und die Divergenzen $^2/_5$, $^3/_8$, $^5/_{13}$ u. a. zeigen; es ist diess, wie Hofmeister gezeigt hat, Folge einer in gleichem Sinne fortschreitenden Verschiebung der Scheitelregion des Stammes, wodurch die Scheitelzelle sozusagen langsam um ihre Längsaxe herumgedreht wird; indem sie dabei ihre Segmente bildet, kommen diese nicht in 3 senkrechte (der Stammaxe parallele) Reihen zu stehen, sondern sie bilden, streng genommen, drei den Stamm umwindende Schraubenlinien. Das bezüglich der Blätter gesagte gilt auch von den Gewebeplatten, aus denen der Stamm sich aufbaut; sie sind auch nur unmittelbar unter dem Scheitel als solche kenntlich, weiter abwärts wird diese Zusammensetzung verwischt, weil die Zellen der Platten sich verschieden ausbilden, verschieden strecken und theilen; so entsteht ein homogenes Gewebe, d. h. in welchem die Grenzen der Stammsegmente nicht mehr zu erkennen sind; dieses Gewebe differenzirt sich nun concentrisch zur Stammaxe in 2 bis mehr Schichten, deren äussere meist dickwandige Zellen, mit roth oder braun gefärbten Häuten besitzt, während die inneren dünnwandig bleiben, sich stärker strecken; häufig tritt noch eine weitere Differenzirung ein, es bildet sich ein axiler Strang enger Zellen, die zuweilen sehr dünnwandig, zuweilen dickwandig sind. Immer ist das Gewebe des Stammes gleich dem der Blätter der Laubmoose frei von Intercellularräumen. — Wenige Laubmoose haben zweizeilig gestellte Blätter, wie Schistostega osmundacea und Fissidens; bei ihnen theilt sich nach Hofmeister die Stammscheitelzelle durch abwechselnd nach rechts und links geneigte Wände, sie ist abwärts keilartig zugeschärft; die beiden Blattreihen entsprechen den alternirenden Segmenten der Scheitelzelle. —

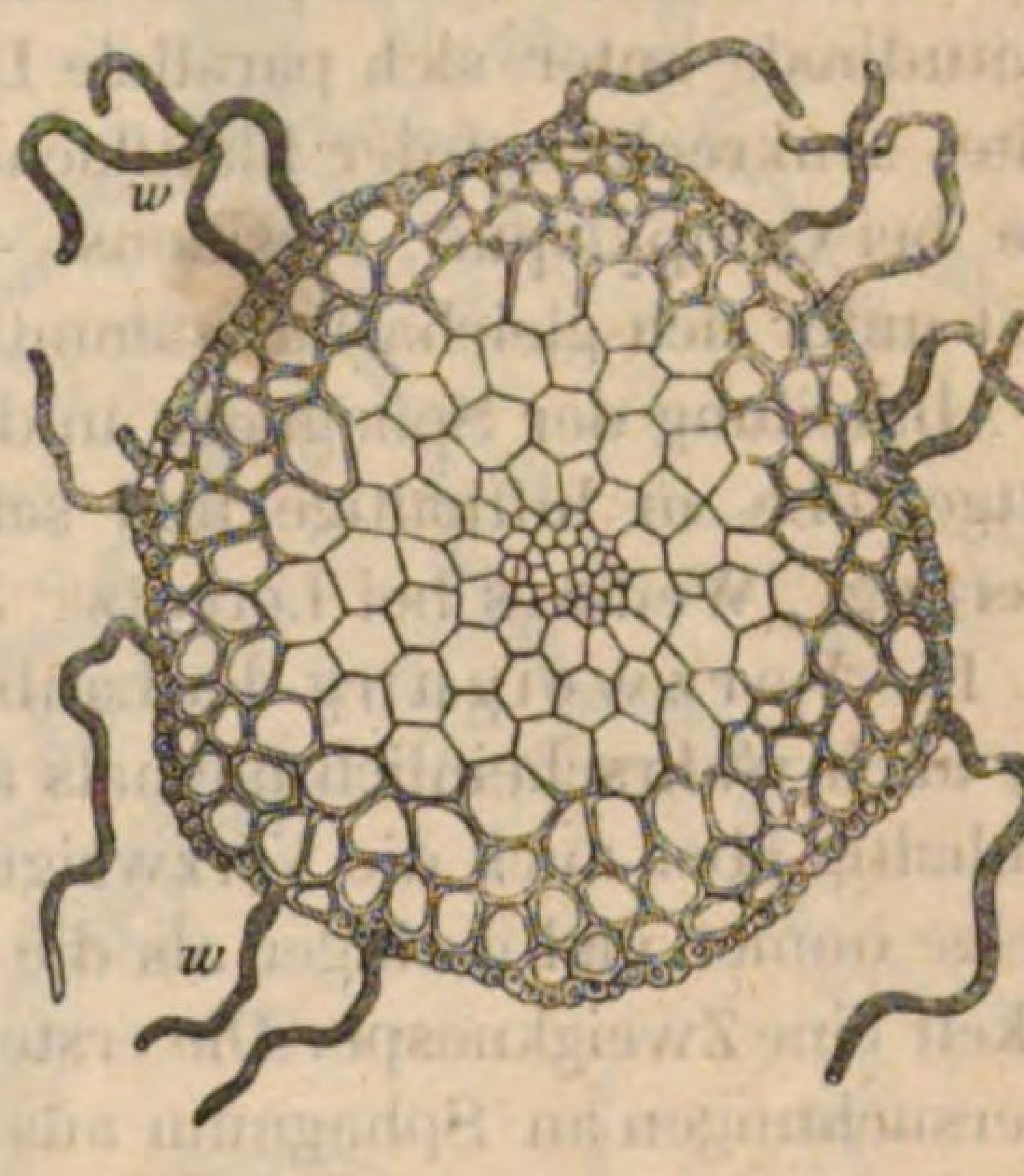


Fig. 218. Stammquerschnitt von Bryum roseum mit Wurzelhaaren *w* (90).

Die Blätter der Laubmoose wachsen nach ihrer ersten Anlage an ihrem Scheitel fort; die von dem Stammsegment abgeschnittene Blattmutterzelle ist die Scheitelzelle des Blattes, die durch rechts und links geneigte, auf der Blattfläche senkrechte Wände ihre Segmente bildet. Dieses Spitzenwachsthum dauert jedoch nicht bis zur völligen Ausbildung des Blattes; nachdem es aufgehört hat, setzt sich das Flächenwachsthum und die entsprechenden Theilungen noch an der Basis als intercalares Wachsthum fort. Die Blätter sind mit wenigen Ausnahmen (Leucobryum) einfache Zellschichten, oft aber von einem mehrschichtigen Mittelnerven durchzogen, der entweder innerhalb der Fläche aufhört oder die Spitze erreicht oder sie

als Haarspitze überragt. — Die Lamina ist dem Stamm, mit Ausnahme von Schistostega, wo sie z. Th. longitudinal inserirt ist, immer quer eingefügt, zuweilen mit äusserlich herablaufender Blattspur. — Der äussere Umriss der Blätter wechselt vom beinahe Kreisrunden durch das Breitlanzettliche oder Dreieckige zum Nadelförmigen; an demselben Spross sind sie unter einander meist dicht gestellt, nur an Ausläufern, unterirdischen Sprossen und Pseudopodien werden sie klein, können selbst ganz schwinden, an den Blüthenhüllen nehmen sie oft besondere Formen und Farben an. Bei Racopilum, Hypopterigium und Cyathophorum sind zweierlei Blätter vorhanden, eine Reihe grössere auf der einen, und eine Reihe kleinere auf der anderen Seite des Stengels. — Die Blätter sind gewöhnlich unverzweigt, ganzrandig, selten geschlitzt, häufig aber durch Auswüchse gewisser Randzellen gezähnt. — Die Zellen der Mittelnerven sind gestreckt, oft prosenchymatisch verbunden, die der Lamina häufig ziemlich isodiametrisch, oft aber auch lang rhomboidal, gestreckt; bei manchen Arten bilden sich auf der Fläche äusserliche Excrescenzen, bei den Barbulae aloideae articulirte geköpfte Haare, longitudinale unter sich parallele Leisten bei Polytrichum auf der Oberseite; eine breite, senkrecht auf der Blattfläche stehende Lamelle findet sich auf der Unterseite bei Campylopus, Fissidens. — Die das Blattgewebe bildenden Zellen sind meist unter sich gleichartig, sämmtlich mit Chlorophyllkörnern erfüllt, bei der ganzen Abtheilung der Sphagneen und bei den Leucobryen differenzirt sich aber das Blattgewebe in lufthaltige und saftige chlorophyllhaltige Zellen von bestimmter Lagerung. (Weiteres bei Lorentz: Jahrb. f. wiss. Bot. VI).

Die Verzweigung der Laubmoose ist wie es scheint niemals dichotomisch, aber auch wahrscheinlich niemals axillär, obgleich an die Blätter gebunden. So reichhaltig aber auch die Verzweigung des Stammes ist, so ist doch die Zahl der Zweige immer viel geringer als die der Blätter, bei weitem nicht jedes Blatt entwickelt eine Zweigknospe. Die erste Anlage einer solchen entsteht nach Hofmeisters Untersuchungen an Sphagnum aus demjenigen Theil eines Segmentes der Stammscheitelzelle, der ein Blatt bildet, aber so dass der Zweig der Anlage nach neben dem Blatte steht. Nach Mettenius [1]) stehen die Zweige seitlich neben den Blättern bei Fontinalis, Neckera complanata, Hypnum triquetrum u. a., Racomitrium canescens; dagegen sollen nach ihm auch axilläre Sprosse (vielleicht nur durch Verschiebung axillär) vorkommen, z. B. bei Mnium undulatum. — In vielen Fällen haben die Seitenzweige ein begrenztes Wachsthum, es entstehen Verzweigungssysteme von bestimmtem Gesammtumriss, einfach oder mehrfach gefiederten Blättern höherer Pflanzen vergleichbar (Thuidium tamariscinum, Hylocomium splendens u. v. a.); häufiger ist eine mehr unregelmässige Ausbildung der Glieder eines Zweigsystems, seltener ist sie entschieden gabelig. Wo die Axe mit einer Blüthe abschliesst, ohne dass die Pflanze monocarpisch ist, da tritt unter dem Gipfel ein Spross oder deren einige hervor, in denen sich die Vegetation fortsetzt; diese sogen. Innovationssprosse bilden Sympodien; nicht selten sind Ausläufer, nackte oder kleinblättrige Zweige, die auf oder in der Erde hinkriechend, sich später erheben und aufrechte Seitenzweige mit voller Belaubung bilden. Ueberhaupt ist die Verzweigung eine sehr mannigfaltige, mit der verschiedenen Lebensweise eng verknüpft.

1) Bericht der K. Sächs. Gesellsch. der Wiss. 1861. VII. p. 628.

Die Dimensionen, bis zu denen die blättertragenden Axen und Axensysteme sich entwickeln, zeigen einen grossen Spielraum; bei den Phascaceen, Buxbaumien u. a. erreicht der einfache Stamm kaum $^1/_4$ Millimeter Höhe, bei den grössten Hypneen und Polytricheen wird er nicht selten 2—3 und mehr Decimeter lang, wenn auch nicht in einer Axe, doch durch Innovation und Sympodienbildung noch länger (Sphagnum), weniger wechselt die Dicke des Stammes; $^1/_{10}$ Millimeter bei den kleinsten, dürfte sie nicht leicht 1 Millimeter bei den dicksten überschreiten. Dafür ist sein dichtes, äusserlich gefärbtes Gewebe aber sehr fest, oft steif, immer sehr elastisch, der Verwesung lange Widerstand leistend.

Die Wurzelhaare (Rhizoiden) spielen in der Oekonomie der Laubmoose eine ungemein wichtige Rolle; nur bei der auch sonst vielfach abweichenden Abtheilung der Sphagna sind sie sehr spärlich und kümmerlich entwickelt, bei den meisten anderen aber treten sie in grosser Anzahl wenigstens aus der Basis des Stammes hervor, oft überkleiden sie ihn gänzlich mit einem dichten rothbraunen Filz. In morphologischer Beziehung sind die Rhizoiden [1]) von dem Protonema nicht zu unterscheiden und wir werden unten sehen, dass sie gleich diesem fähig sind, neue belaubte Stämmchen zu bilden; sie entstehen als schlauchförmige Ausstülpungen der oberflächlichen Zellen des Stengels, verlängern sich durch Spitzenwachsthum und werden durch schiefe Querwände gegliedert; am fortwachsenden Ende ist die Wand hyalin und verwächst im Boden mit dessen Körnchen; später fallen diese ab, die Wand wird dicker und braun, letzteres auch bei den oberirdischen Wurzelhaaren. Die Glieder enthalten viel Protoplasma und Oeltropfen (Fig. 219 *B*); hinter den Querwänden treten Zweige aus den Gliederzellen hervor, oft büschelig gestellt und in diesem Falle sind einzelne Fäden sehr dünn. Die Verzweigung der Wurzelhaare im Boden ist bei vielen Laubmoosen eine sehr reichliche, sie bilden oft einen dichten, unentwirrbaren Filz; ein solcher kann selbst

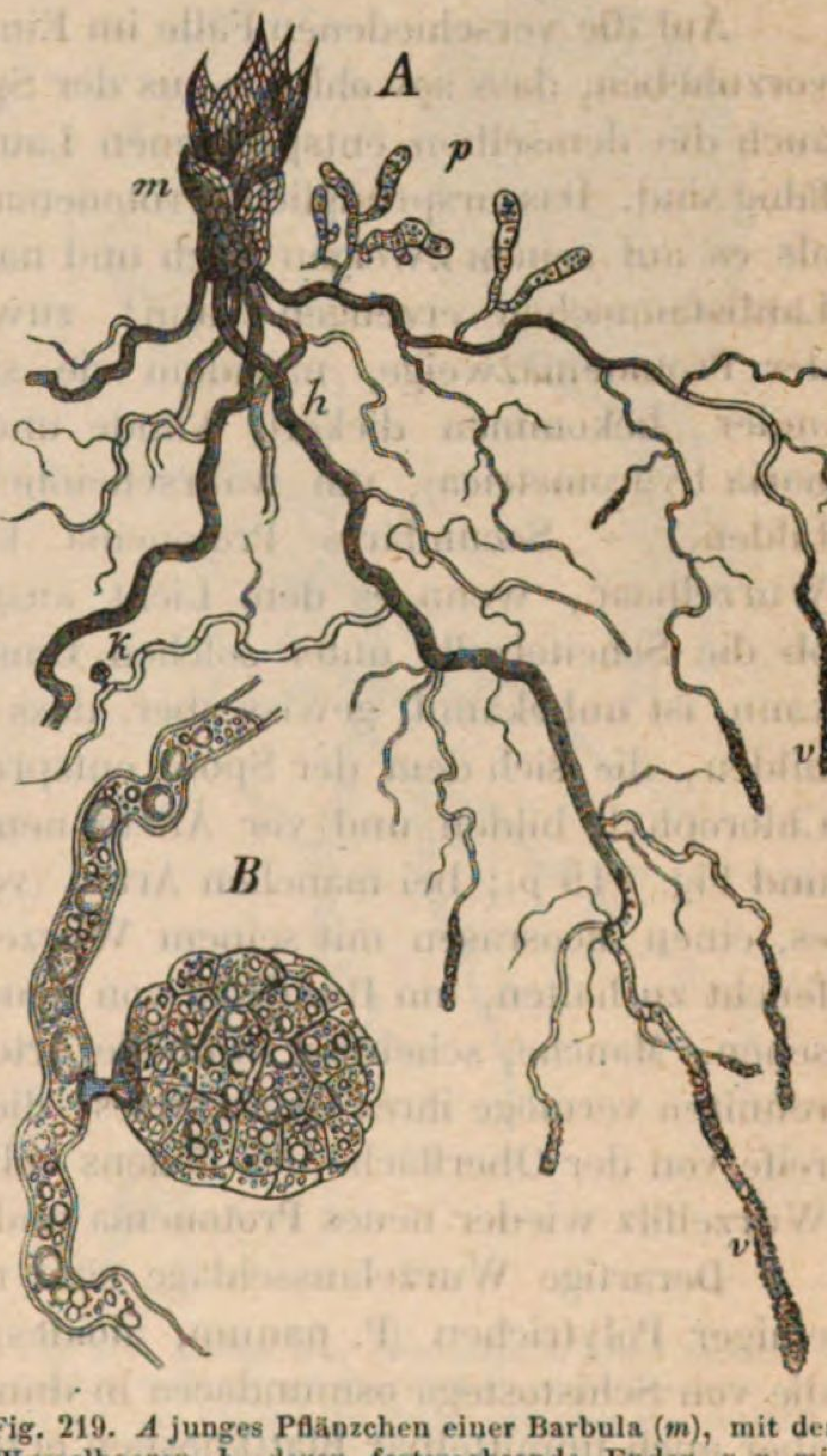


Fig. 219. *A* junges Pflänzchen einer Barbula (*m*), mit den Wurzelhaaren *h*, deren fortwachsende Enden *v v* mit Körnchen des Bodens verwachsen sind; bei *p* treibt ein oberflächlich hinziehendes Wurzelhaar chlorophyllhaltige Zweige, d. h. Protonema; bei *k* sitzt eine knollenförmige Knospe an einem unterirdischen Haarzweige; dieselbe ist in *B* stärker vergrössert (*A* 20mal, *B* 300mal vergr.).

1) Die Wurzelhaare scheinen sich von dem Protonema nur durch den Mangel des Chlorophylls und durch die Neigung, abwärts zu wachsen, zu unterscheiden; das Protonema bildet gewisse Zweige als Rhizoiden aus, und die Rhizoiden ihrerseits können einzelne Zweige als chlorophyllhaltiges aufwärts wachsendes Protonema entwickeln.

oberhalb des Bodens im dichten Rasen entstehen und künftigen Generationen als Boden dienen. Bei Atrichum und anderen Polytrichaceen wickeln sich die dickeren Haarzweige wie die Fäden eines Taues umeinander, die von ihnen ausgehenden Zweige thun dasselbe, nur die feineren letzten Verzweigungen bleiben frei.

Die vegetative Propagation der Laubmoose ist so mannigfaltig und ausgiebig, wie sie wohl bei keiner anderen Abtheilung des Pflanzenreichs angetroffen wird. Sie bietet dabei die Eigenthümlichkeit, dass jederzeit der Entstehung eines neuen blättertragenden Stämmchens eine Protonemabildung vorausgeht, auch dann, wenn die Propagation durch Brutknospen beblätterter Stämmchen eingeleitet wird. — Ausgenommen sind nur die wenigen Fälle, wo Blattknospen sich ablösen und unmittelbar fortwachsen.

Auf die verschiedenen Fälle im Einzelnen eingehend, ist nun zunächst hervorzuheben, dass sowohl das aus der Spore selbst hervorgegangene Protonema als auch die demselben entsprossenen Laubstämmchen verschiedener Propagationen fähig sind. Das ursprüngliche Protonema ist schon insofern ein Vermehrungsorgan, als es auf seinen Zweigen nach und nach oder gleichzeitig mehrere, oft sehr viele Laubstämmchen erzeugen kann; zuweilen fallen die einzelnen Gliederzellen der Protonemazweige, nachdem sie sich kugelig abgerundet haben, auseinander, bekommen dickere Wände und werden für einige Zeit unthätig (Funaria hygrometrica), um wahrscheinlich später von Neuem Protonemafäden zu bilden. — Secundäres Protonema kann sich nun aber auch aus jedem Wurzelhaar, wenn es dem Licht ausgesetzt und feucht gehalten ist, bilden; ob die Scheitelzelle unter solchen Umständen selbst die Verwandlung einleiten kann, ist unbekannt, gewiss aber, dass die Gliederzellen der Wurzelhaare Zweige bilden, die sich dem der Spore entsprossenen Protonema ganz gleich verhalten, Chlorophyll bilden und vor Allem neue Laubpflanzen erzeugen (vergl. Fig. 217 und Fig. 219 *p*); bei manchen Arten (von Mnium, Bryum, Barbula u. a.) genügt es, einen Moosrasen mit seinem Wurzelfilz nach oben gekehrt einige Tage lang feucht zu halten, um Hunderte von neuen Pflanzen auf diese Weise entstehen zu sehen. Manche, scheinbar annuelle Arten z. B. von Phascum, Funaria, Pottia perenniren vermöge ihres Wurzelfilzes; die Pflanzen verschwinden nach der Sporenreife von der Oberfläche des Bodens vollständig bis zum nächsten Herbst, wo der Wurzelfilz wieder neues Protonema und auf diesem neue Stämmchen bildet.

Derartige Wurzelausschläge sind nach Schimper auch die Protonemarasen einiger Polytrichen (P. nanum, aloides) an den Böschungen von Hohlwegen und die von Schistostega osmundacea in dunkelen Höhlen. — Die Wurzelhaare können aber auch unmittelbar Blattknospen erzeugen, und verhalten sich in dieser Hinsicht dem Protonema völlig gleich; entstehen die Knospen an unterirdischen Verzweigungen der Wurzelhaare (Fig. 219 *B*), so bleiben sie, als knollige, mit Reservestoffen erfüllte Körperchen von mikroskopischer Grösse, so lange in Ruhezustand, bis sie gelegentlich an die Bodenoberfläche kommen um hier sich weiter zu entwickeln (z. B. Barbula muralis, Grimmia pulvinata, Funaria hygrometrica, Trichostomum rigidum, Atrichum). Aber auch die oberirdischen Wurzelhaare können nicht nur chlorophyllhaltiges Protonema sondern auch unmittelbar Blattknospen produciren, und Schimper führt das merkwürdige Factum an, dass bei Dicranum undulatum auf diese Weise in den perennirenden Rasen der weiblichen Pflanzen annuelle männliche Pflanzen gebildet werden, welche jene befruchten.

Selbst die Blätter vieler Laubmoose erzeugen Protonema, indem ihre Zellen einfach auswachsen und die so gebildeten Schläuche sich gliedern; so bei Orthotrichum Lyelli und obtusifolium; bei Ort. phyllanthum entstehen an den Blattspitzen pinselförmige Büschel keuliger, kurzgliedriger Protonemaansätze; hier sind auch noch Grimmia trichophylla, Syrrhopodon und Calymperes zu nennen. Bei Oncophorus glaucus bildet sich auf dem blühenden Gipfel der Pflanzen ein dichter Filz verschlungener Protonemafäden, die ihn am weiteren Wachsthum hindern, dafür aber später neue Rasen junger Pflanzen produciren. Bei Buxbaumia, zumal

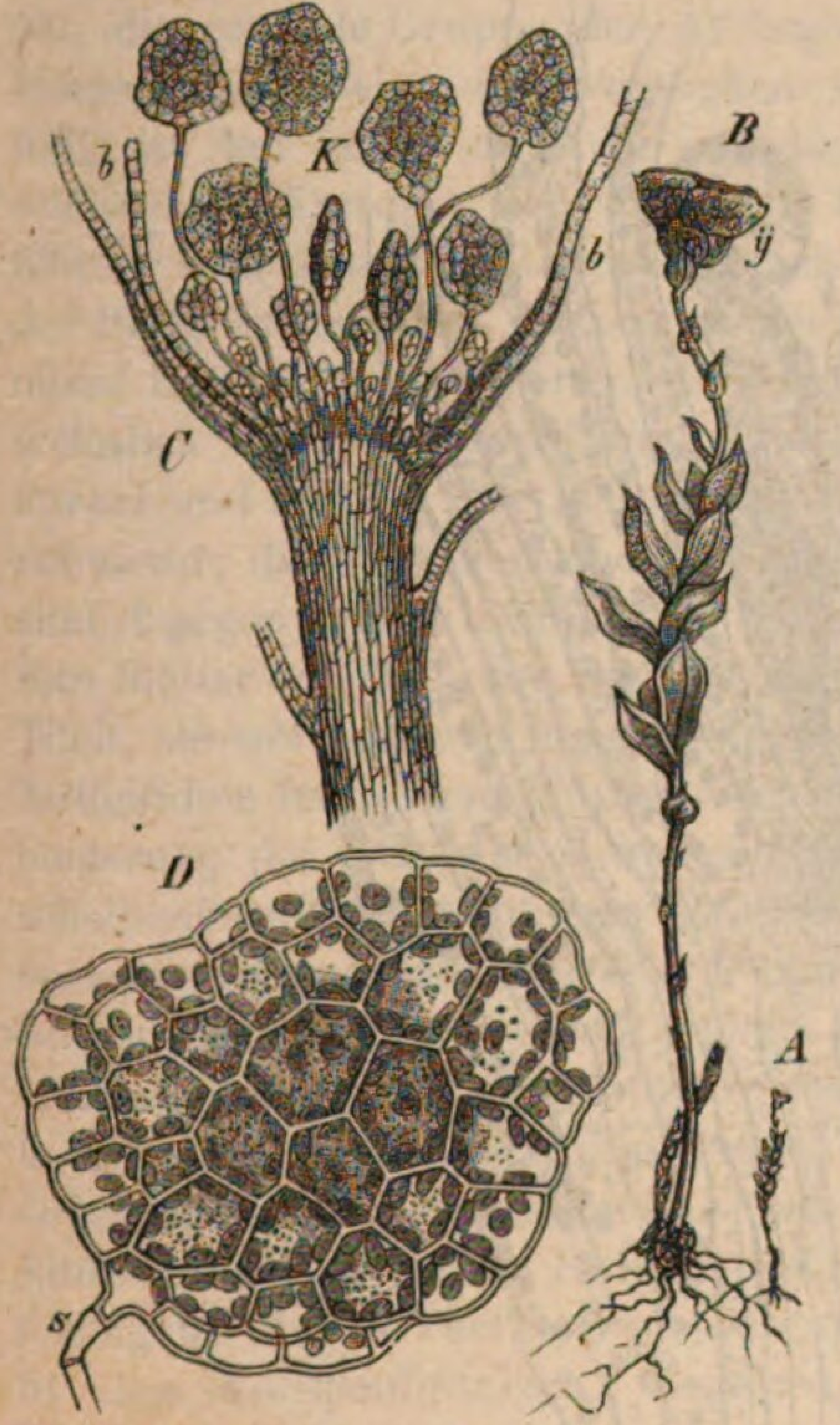


Fig. 220. Tetraphis pellucida: *A* eine Brutknospen bildende Pflanze in natürl. Grösse; *B* dieselbe vergr.; *y* der Kelch, in welchem die Brutknospen sich sammeln; *C* Längsschnitt durch den Gipfel des vorigen, *b* die Kelchblätter, *k* die Brutknospen in den verschiedensten Entwickelungsgraden; durch den jüngeren Nachwuchs werden die älteren von ihren Stielen abgerissen und über den Kelchrand hinausgedrängt. — *D* eine reife Brutknospe 500mal vergr., am Rande aus einer, in der Mitte aus mehreren Zellschichten bestehend.

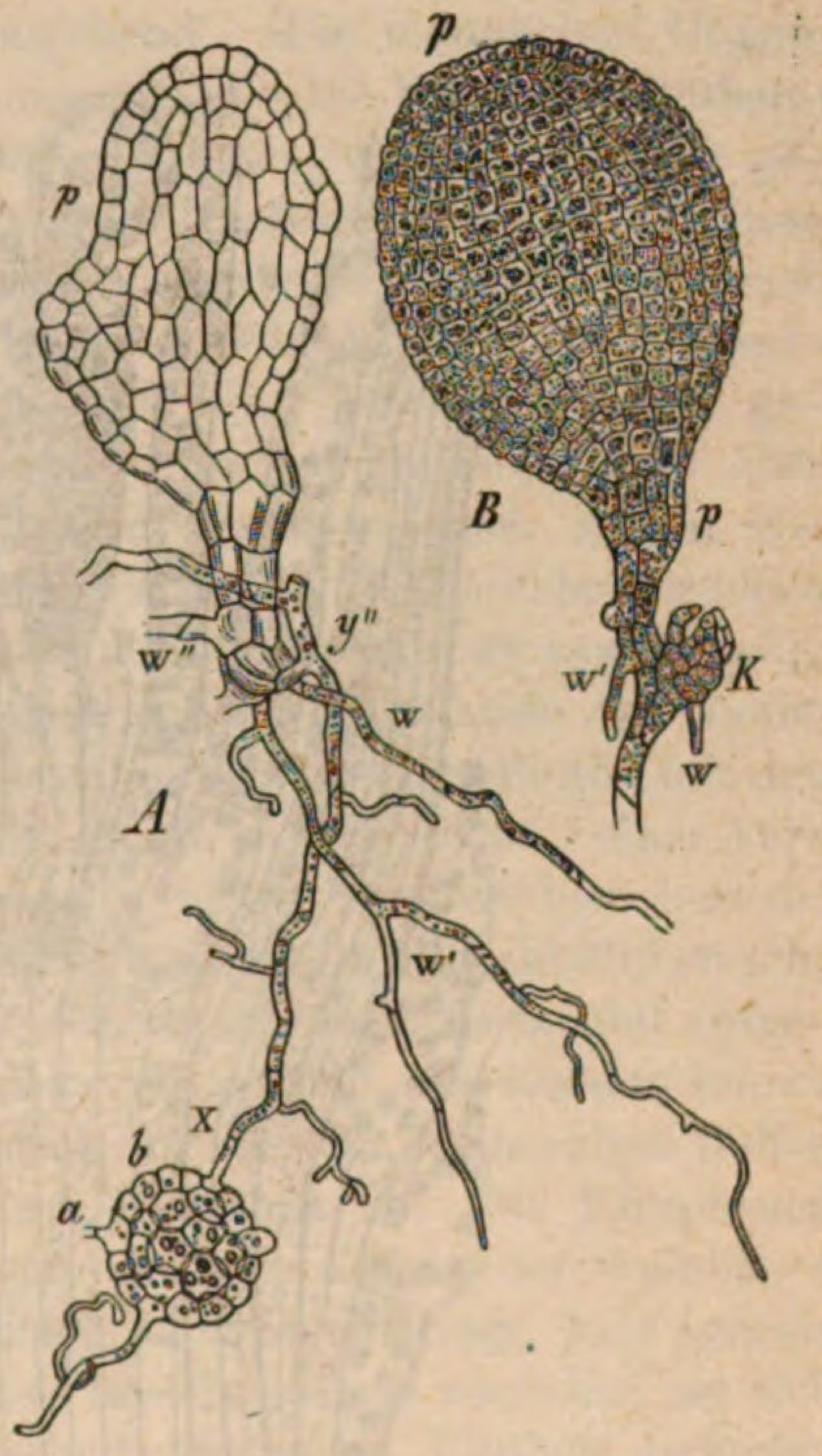


Fig. 221. *A* zeigt eine Brutknospe *b*, deren Stiel bei *a* abgerissen ist; durch Auswachsen einer Randzelle der Brutknospe hat sich der Protonemafaden *x y* gebildet, aus welchem das Flächengebilde *p* als seitliche Sprossung hervorging; dieses hat die Wurzelhaare *w*, *w'*, *w''* getrieben (100); *B* ein Flächenvorkeim *p*, aus dessen Basis eine Blattknospe *k* und Wurzelhaare *w*, *w'* hervorsprossen; oft treibt die Basis des Flächenvorkeims zahlreiche neue Flächenvorkeime aus, bevor es zur Bildung einer Blattknospe kommt. (Diese Vorgänge waren bisher unbekannt).

B. aphylla bilden die Randzellen der Blätter ein sie und den Stengel umstrickendes Protonema. — Endlich können auch abgeschnittene, feuchtgehaltene Blätter z. B. von Funaria hygrometrica Protonema austreiben lassen.

Brutknospen, welche gleich denen der Marchantien gestielte Zellkörper von zweispitziger oder linsenförmiger Gestalt darstellen, kommen bei Aulacomnion

androgynum auf dem Gipfel einer blattlosen Verlängerung des belaubten Stämmchens (Pseudopodien) vor, bei Tetraphis pellucida eingehüllt von einem mehrblättrigen zierlichen Kelch, aus welchem sie später herausfallen; diese letzteren treiben dann protonematische Fäden, die zuerst einen flächenförmigen Vorkeim erzeugen, auf dem endlich neue Laubknospen entstehen (Fig. 220 u. 221).

Schliesslich können als Vermehrungsorgane noch die abfallenden Zweigknospen von Bryum annotinum und die sich ablösenden Zweige von Conomitrium julianum und Cinclidotus aquaticus (nach Schimper) angeführt werden.

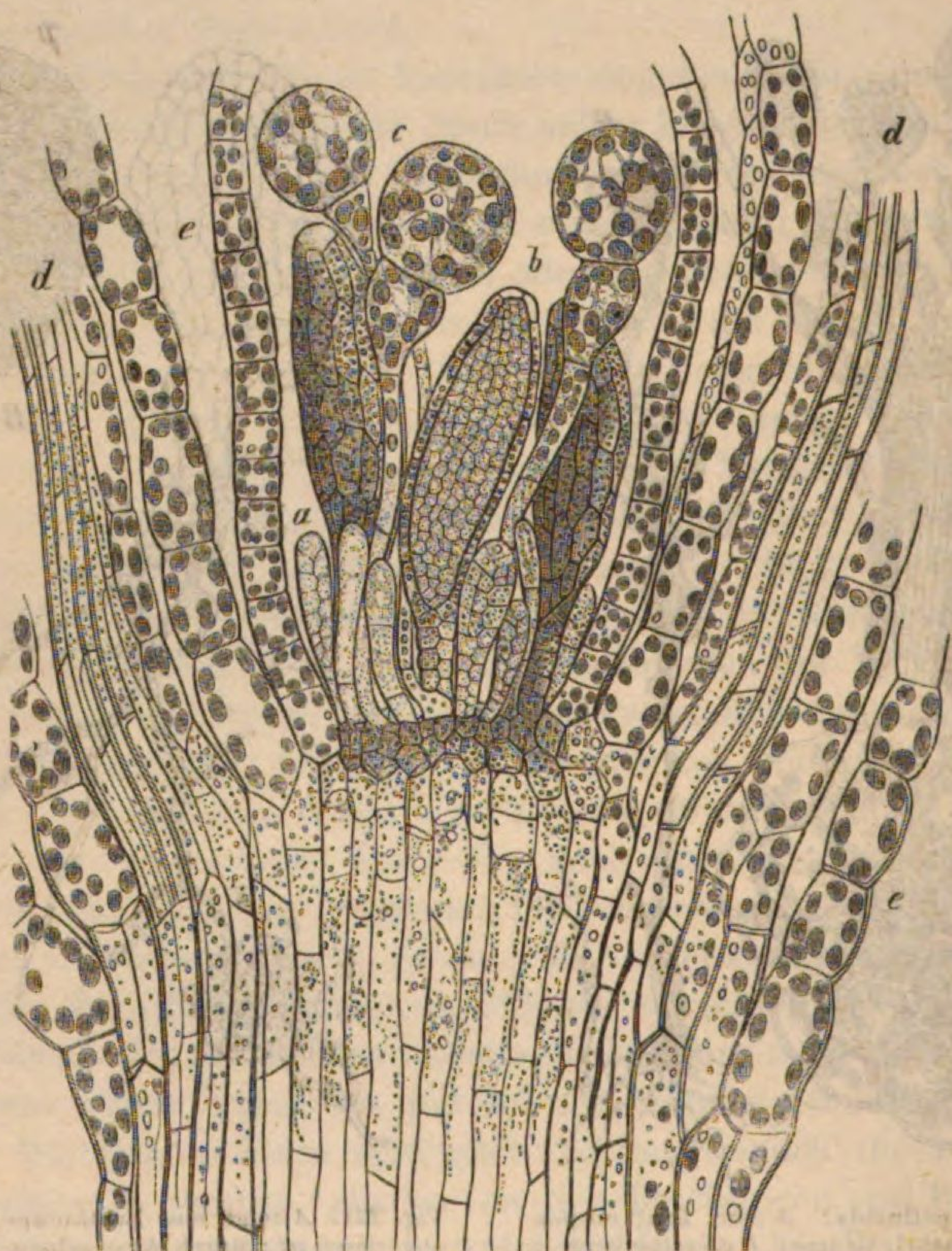


Fig. 222. Längsschnitt des Gipfels eines sehr kleinen männlichen Pflänzchens von Funaria hygrometrica (300); *a* junges, *b* fast reifes Antheridium im Längsschnitt, *c* Paraphysen; *d* Blätter im Mittelnerv durchschnitten, *e* Blätter in der Lamina durchschnitten.

Die Geschlechtsorgane der Laubmoose finden sich gewöhnlich zahlreich am Ende einer Laubaxe [1]) umgeben von oft besonders geformten Hüllblättern und vermischt mit Paraphysen; eine solche Vereinigung kann der Kürze wegen eine Blüthe genannt werden, die indessen morphologisch keinen Vergleich mit der Blüthe der Phanergamen aushält. Die Blüthe der Laubmoose begrenzt entweder eine Hauptaxe (acrocarpe Moose) oder diese ist unbegrenzt und die Blüthe tritt am Ende einer Axe 2. oder 3. Ordnung auf (pleurocarpische Moose). Innerhalb

1) Ausnahmen machen die männlichen Zweige von Sphagnum (s. unten).

einer Blüthe können Antheridien mit Archegonien auftreten (bissexuelle Blüthen) oder sie enthält nur eine Art von Geschlechtsorganen und dann können die Blüthen monöcisch oder diöcisch sein, zuweilen erscheinen die männlichen auf kleineren Pflänzchen von kürzerer Lebensdauer (Funaria hygrometrica, Dicranum undulatum u. a.). Ihrem äusseren Ansehen nach sind die bissexuellen Blüthen den weiblichen ähnlich, während die männlichen einen anderen Habitus zeigen. In den ersteren finden sich (nach Schimper) die Archegonien und Antheridien entweder zwischen einander auf dem Gipfel des Stammes im Centrum der Hülle (Perichaetium) oder in zweierlei Gruppen oder getrennt durch besondere Hüllblätter und dann stehen die Antheridien in den Axeln derselben in einer Schraubenlinie geordnet, die centrale Gruppe der Archegonien umgebend. »Die männlichen Organe können axillär sein, die weiblichen sind es niemals.« — Die Form der Blüthenhülle ist bei den weiblichen und bissexuellen die einer verlängerten fast geschlossenen Knospe, von mehreren Umgängen der Blattspirale gebildet; diese Blätter sind den Laubblättern ähnlich und werden nach innen kleiner, um nach der Befruchtung desto stärker zu wachsen. Die männliche Blüthenhülle (Perigonium) besteht aus breiteren, derberen Blättern und zeigt dreierlei Formen; gewöhnlich ist sie knospenförmig und ähnelt der weiblichen Blüthe, sie ist aber kürzer und dicker, ihre Blätter oft roth gefärbt und an Grösse nach aussen abnehmend; diese Blüthen sind immer seitenständig (axillär?); die köpfchenförmigen sind dagegen immer terminal (d. h. an einem stärkeren Spross), sie sind kugelig, ihre Blätter breit, an der Basis scheidig, verdünnt und zurückgebogen am oberen Theil, sie werden nach innen kleiner und lassen das Centrum der Blüthe mit den Antheridien frei; diese Blüthen werden oft von einem nackten Stiel, einer Verlängerung des Stengels getragen (Splachnum, Tayloria); endlich bestehen die scheibenförmigen männlichen aus Hüllblättern, welche von den Laubblättern sehr verschieden sind; sie sind breiter und kürzer, am oberen Theil horizontal ausgebreitet, zart und blassgrün, orange oder purpurroth gefärbt, sie werden immer kleiner, je mehr sich die Blattspirale dem Centrum nähert, die Antheridien stehen in ihren Axeln (Mnium, Polytrichum, Pogonatum, Dawsonia). — Die Paraphysen stehen zwischen oder neben den Geschlechtsorganen, sie sind in der weiblichen Blüthe immer articulirte Fäden, in der männlichen bald fadenförmig, bald spatelförmig am oberen Theil aus mehreren Zellreihen bestehend), je nachdem sie sich in den knospenförmigen, kopfigen oder scheibenförmigen Blüthen befinden (Schimper).

Die Antheridien entstehen aus papillösen Auswüchsen des Axenendes und wachsen anfangs mittelst einer nach zwei Richtungen hin Segmente bildenden Scheitelzelle fort; im fertigen Zustande sind es gestielte Säcke mit einschichtiger Wandung, deren Zellen anfangs Chlorophyllkörner enthalten, die aber bei der Reife sich gelb oder roth färben. Bei den Sphagnen und Buxbaumia sind die Antheridien beinahe sphärisch, sonst aber bei den Laubmoosen lang keulenförmig; sie öffnen sich bei den Sphagnen ähnlich wie die der Lebermoose, bei den übrigen Abtheilungen durch einen Riss über den Scheitel, durch welchen die Spermatozoiden in ihren Bläschen als dicker schleimiger Brei hervortreten. Sie sind anfangs noch in eine schleimige Zwischenmasse eingebettet, die aber in Wasser zerfliesst während die Spermatozoiden sich aus dem Bläschen freimachen und fortschwimmen.

Das Archegonium tritt ebenfalls als papillöse Vortreibung einer Zelle des flachen Axenendes auf und wächst am Scheitel fort. Zu einer gewissen Zeit besteht es aus einem axilen Zellstrang, umgeben von 4, meist 6 Längsreihen von Zellen; eine der Zellen des axilen Stranges, aber nicht die unterste (nach Hofmeister) schwillt zur Centralzelle an, wobei die sie umgebenden sich theilen und die aus zwei bis mehreren Schichten bestehende Bauchwand bilden; über dem



Fig. 223. Funaria hygrometrica; *A* aufplatzendes Antheridium, *a* die Spermatozoiden (350); *B* letztere stärker vergr., *b* im Bläschen; *c* freies Spermatozoid von Polytrichum (800).



Fig. 224. Funaria hygrometrica: *A* Längsschnitt des Gipfels einer schwachen weiblichen Pflanze (100); *a* Archegonien, *b* Blätter; *B* ein Archegonium 550mal vergr; *b* Bauch mit der Centralzelle, *h* Hals, *m* Mündung, noch geschlossen; die Zellen des axilen Stranges beginnen zu verschleimen (Präparat nach dreitägigem Liegen in Glycerin); rechts unten der Mündungstheil des Halses eines befruchteten Archegoniums mit dunkelroth gefärbten Zellwänden.

Bauch ragt der meist sehr lange Hals empor, während er selbst von einer ziemlich hohen Säule getragen wird, wodurch sich das Archegonium der Laubmoose von dem der Lebermoose unterscheidet. Indem nun in der Centralzelle sich das Ei bildet, verschleimen die Zellen des axilen Stranges im Halse und endlich treten die Scheitelzellen des letzteren auseinander; der Schleim wird entleert und so ein offener, in den Bauch hinabführender Halscanal für den Eintritt der Spermatozoiden hergestellt.

3) Das Sporogonium, welches aus der befruchteten Eizelle entsteht, erreicht bei Sphagnum seine fast volle Entwickelung innerhalb des lebhaft mitwach-

senden Archegoniumbauches, der sich zur Calyptra umbildet; bei den übrigen Laubmoosen wird aber die Calyptra meist lange vor der Ausbildung der Sporenkapsel durch das sich streckende Sporogonium an ihrer Basis von der Vaginula abgerissen und (mit Aushahme von Archidium und Verwandten) als Mütze empor gehoben. Der Hals des Archegoniums, dessen Wände sich tief rothbraum färben krönt noch lange Zeit den Scheitel der Calyptra. Das Sporogonium aller Laubmoose besteht aus einem Stiel (der Seta) und dem Sporenbehälter (Kapsel, Urne); der erstere ist nur bei Sphagnum, Andreaea und Archidium sehr kurz, in den meisten anderen Fällen lang oder sehr lang und mit seiner Basis dem Gewebe des Stammes eingepflanzt, welches nach der Befruchtung unter und neben dem Archegonium wuchernd einen scheidenartigen Wall, die Vaginula bildet; auf ihrer äusseren Böschung stehen die unbefruchteten Archegonien, da in einer Blüthe meist nur eines befruchtet wird oder doch nur das zuerstbefruchtete seinen Embryo vollständig ausbildet. — Die Kapsel besitzt bei allen Laubmoosen eine aus mehreren Zellschichten gebildete Wandung mit deutlicher Epidermis, welche Spaltöffnungen bildet; niemals wird das ganze innere Gewebe zur Sporenbildung verwendet, wenn auch bei Archidium später durch die Sporen verdrängt; innen bleibt ein grosser Theil des mittleren Gewebes als sogen. Columella übrig, in deren Umfang die Sporenmutterzellen entstehen. Der Bau der ausgebildeten Kapsel und zumal die zum Zweck der Sporenaussaat getroffenen Einrichtungen, sind aber bei den Hauptabtheilungen der Laubmoose so verschieden, dass es besser ist, sie im Einzelnen näher zu betrachten und diess um so mehr, als wir dadurch zugleich die Charakteristik der grösseren natürlichen systematischen Gruppen gewinnen werden.

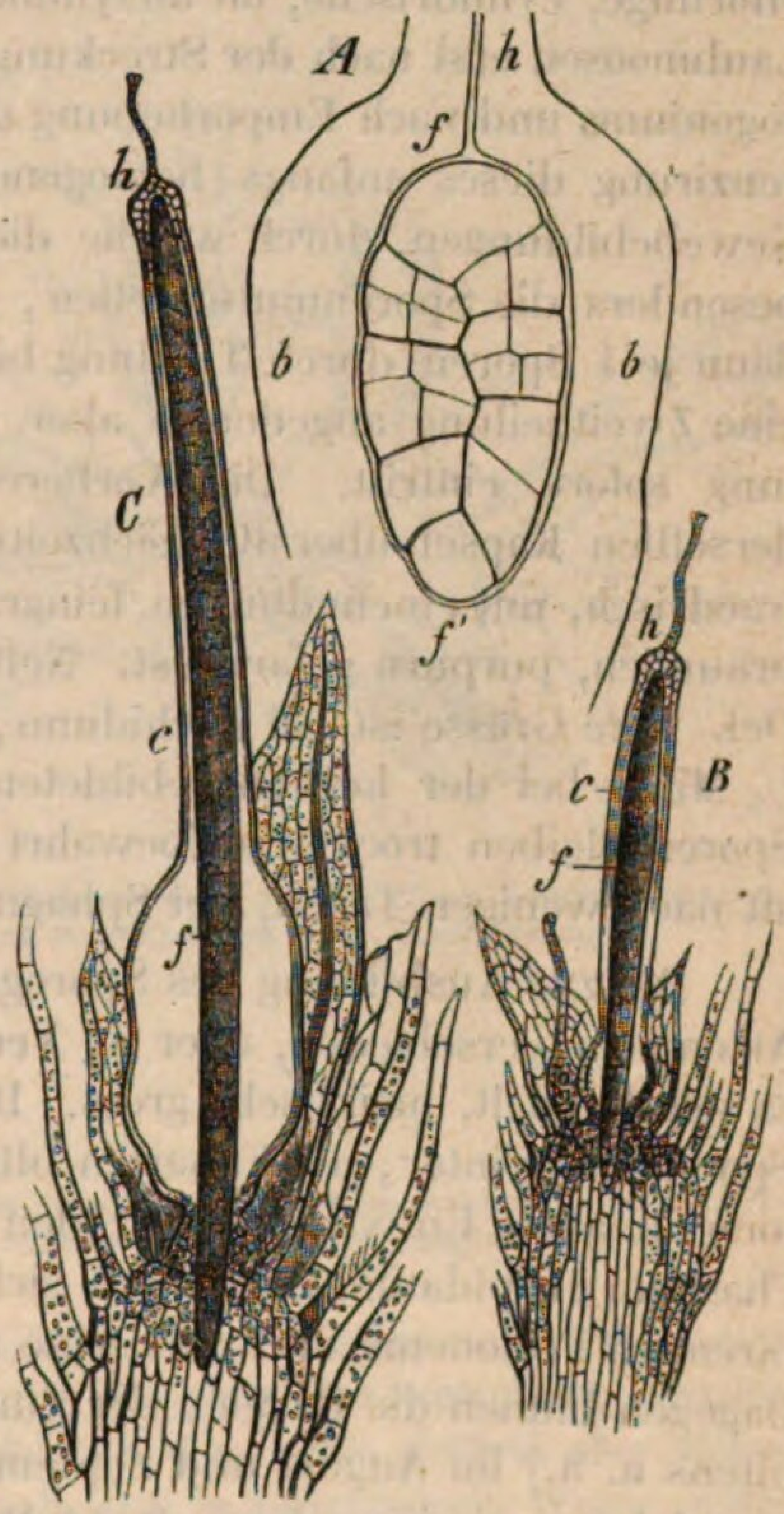


Fig. 225. Funaria hygrometrica: *A* Anlage des Sporogoniums *f f'* im Bauche *b b* des Archegoniums (optischer Längsschnitt, 500). — *B*, *C* verschiedene weitere Entwickelungsgrade des Sporogoniums *f* und der Calyptra *c*; *h* Hals des Archegonium (ungefähr 40mal vergr.).

Weniger verschieden ist, wie zu erwarten, die erste Anlage des Sporogoniums: das befruchtete Ei umkleidet sich zunächst mit einer Zellhaut, wächst noch bedeutend heran und theilt sich dann durch eine (horizontale? oder) schwach geneigte Wand; bei Bryum argenteum theilt sich nach Hofmeister die obere (dem Hals zugekehrte) Zelle noch 1—2mal durch Querwände, erst dann erfolgt die erste schiefe Theilung der Scheitelzelle, die bei Phascum, Funaria, Fissidens schon in der oberen der beiden ersten Theilzellen eintritt. Die Scheitelzelle bildet nun durch alternirend geneigte Scheidewände zwei Reihen von Segmenten, die zunächst

durch radiale senkrechte Wände getheilt werden, denen nun weitere, zumal zahlreiche Quertheilungen folgen. So wird das junge Sporogonium am Scheitel fortwachsend in einen meist spindelförmigen vielzelligen Körper verwandelt, dessen unteres Ende sich an dem Längenwachsthum nicht betheiligt. Eine Anschwellung dieses unteren Endes, wie sie bei den Lebermoosen gewöhnlich vorkommt, findet bei Sphagnum und Archidium statt. Der Sporenbehälter entsteht durch eine unterhalb des unthätig werdenden Scheitels des Sporogoniums eintretende kugelige, eiförmige, cylindrische, oft unsymmetrische Anschwellung, die bei den typischen Laubmoosen erst nach der Streckung des spindelförmigen oder cylindrischen Sporogoniums und nach Emporhebung der Calyptra angelegt wird. Die innere Differenzirung dieses anfangs homogenen Gewebekörpers liefert die mannigfaltigen Gewebebildungen, durch welche die Urne der Laubmoose ausgezeichnet ist und besonders die Sporenmutterzellen, die sich vor der Sporenbildung isoliren und dann je 4 Sporen durch Theilung bilden. Zuerst wird im Inhalt der Mutterzelle eine Zweitheilung angedeutet aber meist nicht ausgeführt, indem die Viertheilung sofort eintritt. Die Vorbereitung zur Sporenbildung erfolgt innerhalb derselben Kapsel überall gleichzeitig. Die reifen Sporen sind rundlich oder tetraëdrisch, mit einem dünnen, feingranulirten Exospor umgeben, welches gelblich, bräunlich, purpurn gefärbt ist. Neben Protoplasma enthalten sie Chlorophyll und Oel. Ihre Grösse ist bei Archidium, wo nur 16 in einer Kapsel sich bilden etwa $^1/_5$ Mill., bei der hochausgebildeten Dawsonia kaum $^1/_{200}$ Mill. (Schimper). Die Sporen bleiben trocken aufbewahrt oft lange keimfähig, im Feuchten keimen sie oft nach wenigen Tagen, bei Sphagnum nach 2—3 Monaten.

Die zur Ausbildung des Sporogonium nöthige Zeit ist bei den verschiedenen Arten sehr verschieden, aber im Verhältniss zur Kleinheit des Körpers, um den es sich handelt, meist sehr gross. Die Pottien blühen im Sommer und reifen ihre Sporen im Winter, die Funarien blühen beständig und haben beständig Sporogonien in allen Entwickelungsgraden, sie brauchen wahrscheinlich 1—2 Monate, Phascum cuspidatum entwickelt sich im Herbst aus seinem unterirdischen perennirenden Protonema und reift seine Sporen in wenigen Wochen vor dem Winter. Dagegen blühen die Hypnen der Sümpfe (H. giganteum, cordifolium, cuspidatum, nitens u. a.) im August und September und reifen ihre Sporen im Juni des nächsten Jahres, sie brauchen oft 10 Monaten zur Ausbildung ihrer Sporogonien; H. cupressiforme hat im Herbst gleichzeitig Blüthen und reife Sporen, braucht also ein Jahr, ebensolange brauchen manche Bryum und Philonotis, auch manche im Mai und Juni blühende Polytrichen (Klinggräff, Bot. Zeitung 1860. p. 344).

Die Classe der Laubmoose kann naturgemäss eingetheilt werden in vier gleichwerthige, neben einander stehende Gruppen

1) Sphagnaceen,
2) Andreaeaceen,
3) Phascaceen,
4) Echte Laubmoose (Bryinae),

von denen 1) nur eine Gattung, 2) und 3) nur wenige Gattungen, 4) alle übrigen ungemein zahlreichen Gattungen umfasst; die ersten 3 Gruppen erinnern in mancher Hinsicht an die Lebermoose, selbst die echten Laubmoose beginnen ihre Reihe mit einigen Gattungen, die noch Anklänge an jene zeigen; die niedrigsten Formen aller Gruppen zeigen manche Aehnlichkeiten, die den höchstentwickelten fehlen, es sind also 4 divergirende Reihen.

1) Die Sphagneen[1]) umfassen nur die eine Gattung: Sphagnum; wenn die Sporen im Wasser keimen, so entwickeln sie ein verzweigtes Protonema, an welchem die Blattknospen unmittelbar seitlich erscheinen (Fig. 226 *C*); auf fester Unterlage dagegen bildet das kurze Protonema zunächst einen sich verzweigenden Flächenvorkeim (Fig. 227), auf welchem, (ähnlich wie bei Tetraphis) die Blattknospen hervortreten; die beblätterten Stengel erzeugen nur in ihrer Jugend feine Wurzelhaare, die reiche Protonemabildung fehlt ihnen gänzlich. —



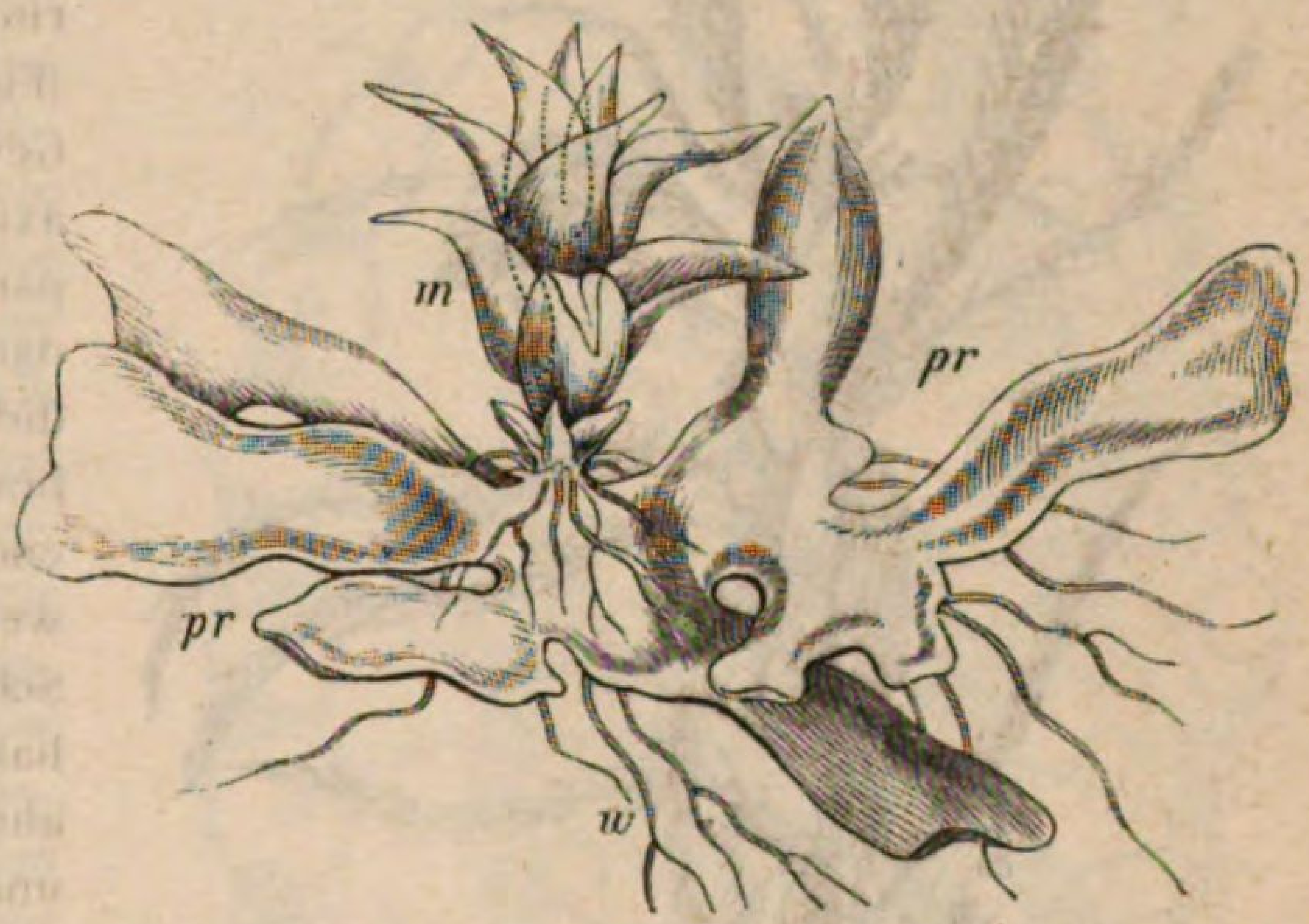


Fig. 227. Der Flächenvorkeim *pr* mit einem jungen belaubten Stämmchen *m*, etwa 20mal vergr. (nach Schimper).

Fig. 226. Sphagnum acutifolium nach Schimper: *A* eine grosse Spore, vom Scheitel aus gesehen; *B* eine Mikrospore; *C* ein Protonema, *n*, *n'* aus der Spore *s* entstanden, bei *pr* die Anfänge junger Pflanzen.

Der erstarkte Stamm bringt seitlich neben jedem 4. Blatt einen Zweig hervor, der sich schon in frühester Jugend wieder mehrfach verzweigt; es entstehen also regelmässig gestellte Zweigbüschel, die am Gipfel des Stammes ein Köpfchen bilden, tiefer abwärts aber weiter auseinander rücken. Die einzelnen Zweige entwickeln sich in verschiedener Weise; unter dem Gipfel tritt jedes Jahr nach der Fruchtreife einer hervor, der sich dem Hauptstamme gleich ausbildet und neben dessen Fortsetzung emporwächst, so dass der Stamm jährlich eine falsche Gabelung bekommt; durch langsam von unten her fortschreitendes Absterben der Pflanzen werden diese Innovationssprosse später abgetrennt und selbständige Pflanzen. Von den Zweigen jedes Büschelastes dagegen wenden sich einige abwärts, sie werden lang und dünn, fein zugespitzt und legen sich dicht an den Hauptstamm abwärts an, eine dicht anliegende Hülle um ihn bildend; andere Zweige jedes Büschels wenden sich auswärts und aufwärts. — Die mit breiter Basis dem Stamm und den Zweigen aufsitzenden, meist nach der Divergenz $^2/_5$ geordneten Blätter sind zungenförmig, oder vorn zugespitzt und, mit Ausnahme der ersten am jungen Stamm, aus zweierlei, regelmässig angeordneten Zellen zusammengesetzt; das junge Blatt besteht selbstverständlich aus gleichartigem Gewebe, bei der weiteren Ausbildung differenziren sich aber die Zellen der nervenlosen Lamina in grosse, weite, ungefähr lang rhombische und in enge, schlauchartige, die zwischen jenen hinlaufen,

1) W. P. Schimper: Versuch einer Entwickelungsgeschichte der Torfmoose. Stuttgart 1858 (mit vielen prachtvollen Tafeln).

sie begrenzen und unter sich netzartig verbunden sind; sie sind zwischen jenen gewissermaassen eingeklemmt; die grossen Zellen verlieren ihren gesammten Inhalt, erscheinen daher farblos, ihre Wände zeigen unregelmässige, weitläufig gewundene schmale Schraubenbänder, ausserdem grosse Tüpfel, deren jedes mit einer Verdickungsleiste umrandet ist, während die das Tüpfel verschliessende Hautstelle resorbirt wird; so entstehen grosse, meist kreisrunde Löcher in der Membran der farblosen Zellen. Die dazwischen liegenden schlauchförmigen, engen Zellen behalten ihren Inhalt, bilden Chlorophyllkörner und stellen also das ernährende Blattgewebe dar, dessen Gesammtfläche aber geringer ist, als die des farblosen Gewebes (Fig. 229). — Die Axen bestehen aus drei Gewebeschichten, deren innerste einen axilen Cylinder dünnwandiger, farbloser, parenchymatischer langgestreckter Zellen darstellt; er ist umhüllt von einer Schicht dickwandiger, getüpfelter, in den Wänden braun gefärbter, fester (verholzter?) prosenchymatischer Zellen; das Hautgewebe der Axen endlich besteht aus 1—4 Schichten sehr weiter, dünnwandiger, inhaltsloser Zellen, die bei Sph. cymbifolium ähnlich denen der Blätter Spiralfasern und runde Löcher besitzen (vergl. Fig. 69 p. 78). Diese farblosen Zellen, sowohl der Blätter als der Hautschicht des Stammes und der Zweige, dienen der Pflanze als Capillarapparate, durch welche das Wasser der Sümpfe, auf denen sie wächst, emporgehoben und den Gipfeltheilen zugeleitet wird; daher kommt es, dass die beständig aufwärts wachsenden Sphagnen, auch dann, wenn ihre Rasen schon hoch über dem Niveau des Wassers stehen, doch bis zum Gipfel hinauf schwammartig durchwässert sind.



Fig. 228. Sphagnum acutifolium nach Schimper; Stammstück unterhalb des Gipfels; *a* die männlichen Zweige, *b* Blätter des Hauptstammes, *ch* Perichaetialäste mit alten, noch eingeschlossenen Sporogonien (5—6mal vergr.).

Die Archegonien und Antheridien entstehen auf Zweigen der Büscheläste, so lange diese noch dem Gipfel des Hauptstammes nahe sind, dem Köpfchen des Gipfels angehören. Die Blüthezeit fällt meist in den Herbst und Winter, ohne indessen ausschliesslich darauf beschränkt zu sein. Antheridien und Archegonien sind immer auf verschiedene Zweige vertheilt, zuweilen auch diöcisch und in diesem Falle bilden männliche und weibliche Pflanzen abgesonderte grössere Rasen. Wenn während der Ausbildung der Sporogonien bei trockenem Wetter kein weiteres Wachsthum des Hauptstammes eintritt, so findet man diese später noch an dem Gipfelköpfchen vor, findet aber bei hinreichendem Wasservorrath starkes Längenwachsthum statt, so rücken die fertilen Zweige auseinander und erscheinen tiefer am Stamm, die Sporogonien und älteren Antheridienkätzchen sind also von dem Gipfel entfernt, obgleich sie zur Blüthezeit diesem nahe standen. Die antheridientragenden Zweige zeichnen sich gewöhnlich schon äusserlich durch ihre dicht gedrängten, schöne Orthostichen oder schraubige Parastichen bildenden Blätter aus, die sich dachziegelartig decken und häufig gelb, schön roth oder besonders dunkelgrün gefärbt sind und daran leicht erkannt werden (Fig. 228 *a*, *a*). Die Antheridien stehen, gleich den Zweigen, rechts oder links n e b e n den Blättern und sind von zahlreichen sehr feinen Paraphysen umgeben; da sie niemals gipfel-

ständig sind, und nur im mittleren Theil des männlichen Zweiges neben jedem Blatte eine steht, so kann dieser am Gipfel später fortwachsen und in einen gewöhnlichen Flagellenast übergehen. Schon durch diese Stellung der Antheridien, noch mehr durch deren rundliche Form und den langen Stiel, sind die Sphagneen manchen Jungermannieen ähnlich; die Art, wie sie sich öffnen (s. die Fig. 230) erinnert ebenfalls mehr an die Lebermoose, als an die Laubmoose. — Die Archegonien entstehen auf dem stumpfen Ende des weiblichen Zweiges, dessen obere Blätter eine knospenartige Hülle bilden, innerhalb dieser sind aber zur Befruchtungszeit noch die jungen Perichaetialblätter enthalten, die sich später weiter entwickeln. Auch hier sind die Paraphysen sehr feine, geschwungene Fäden. Die Archegonien gleichen vollständig denen der übrigen Laubmoose, meist werden ihrer mehrere in einem Perichaetium befruchtet, aber nur eines bringt sein Sporogonium zur Ausbildung. Diese findet innerhalb des Perichaetiums verborgen statt; erst dann erhebt sich der Gipfel des Zweiges, um zu einem langen nackten Träger auszuwachsen und das in seiner Calyptra befindliche Sporogonium hoch über das Perichaetium emporzuheben; dieses sogen. Pseudopodium darf also durchaus nicht mit der Seta anderer Moose verglichen werden. Fig. 231 *B* zeigt das innerhalb der Calyptra entwickelte Sporogonium im Längsschnitt, fast reif. Sein unterer Theil bildet einen dicken Fuss, der in das zur Vaginula umgebildete Ende des Pseudopodiums eingesenkt ist. Zur Anlage der Sporenmutterzellen wird eine kugelkappenförmige Zellenschicht unter dem Scheitel der kugeligen Kapsel verwendet; der darunter befindliche Theil des inneren Gewebes bildet eine niedrige, ungefähr halbkugelige Säule, die man auch hier als Columella (Mittelsäulchen) bezeichnet, obgleich sie sich von der der echten Laubmoose dadurch unterscheidet, dass sie nicht bis zum Scheitel der Kapsel emporreicht. — Die Sporenbildung aus den Mutterzellen gleicht der der echten Laubmoose; es kommen aber ausser den gewöhnlichen (grossen) Sporen in besonderen kleineren Sporogonien noch kleinere Sporen vor, welche einer weitergehenden Theilung der Mutterzellen ihre Entstehung verdanken (vergl. Fig. 226 *B*). Die Sporenkapsel öffnet sich durch Ablösung eines Deckels, des oberen Segments der Kugel, welches zuweilen durch stärkere Convexität sich auszeichnet. Die Calyptra, welche das heranwachsende Sporogonium als seine Hülle dicht umgiebt, wird unregelmässig zerrissen.

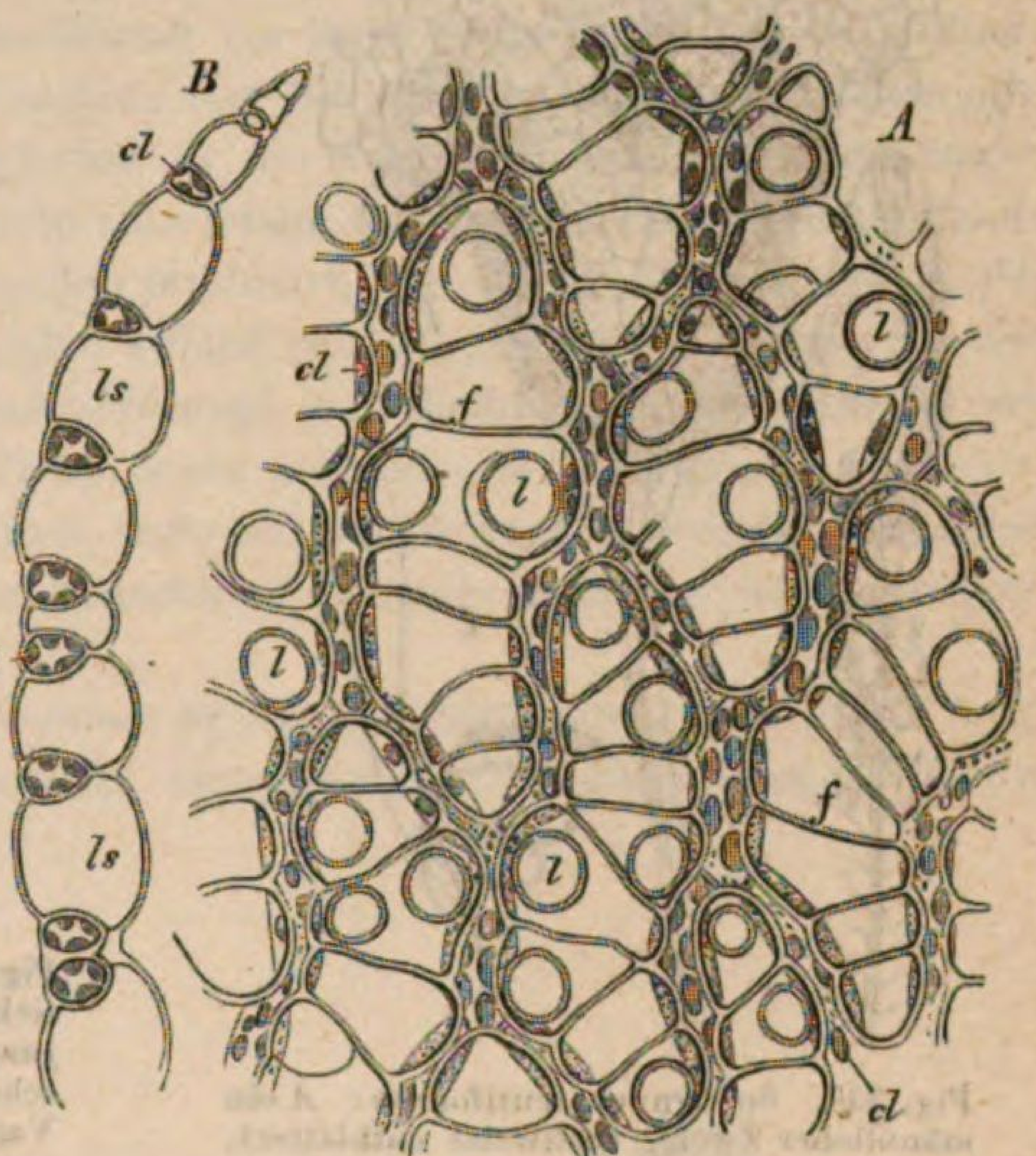


Fig. 229. Sphagnum acutifolium: *A* ein Theil der Blattfläche von oben gesehen, *cl* chlorophyllhaltige schlauchförmige Zellen; *f* die Schraubenbänder, *l* die Löcher der leeren, grossen Zellen. — *B* Querschnitt des Blattes; *cl* die chlorophyllhaltigen, *ls* die grossen, leeren Zellen.

2) Die Andreaeaceen sind rasenbildende, kleine, reich beblätterte und verzweigte Moose, deren sehr kurz gestielte Kapsel, ähnlich wie bei den Sphagnen, auf einem blattlosen, hier aber kurzen Pseudopodium über das Perichaetium emporgehoben wird. Die längliche, oben zugespitzte Kapsel zerreist die Calyptra unregelmässig und springt dann durch 4 Längsspalten auf; die 4 Klappen bleiben aber am Scheitel vereinigt und umschliessen eine Columella. Genauere Untersuchungen fehlen noch.

3) Die Phascaceen sind kleine Moose, deren niedrige Stengel bis zur Sporenreife dem Protonema aufsitzen; sie können als die niedrigste Stufe der folgenden Gruppe betrach-

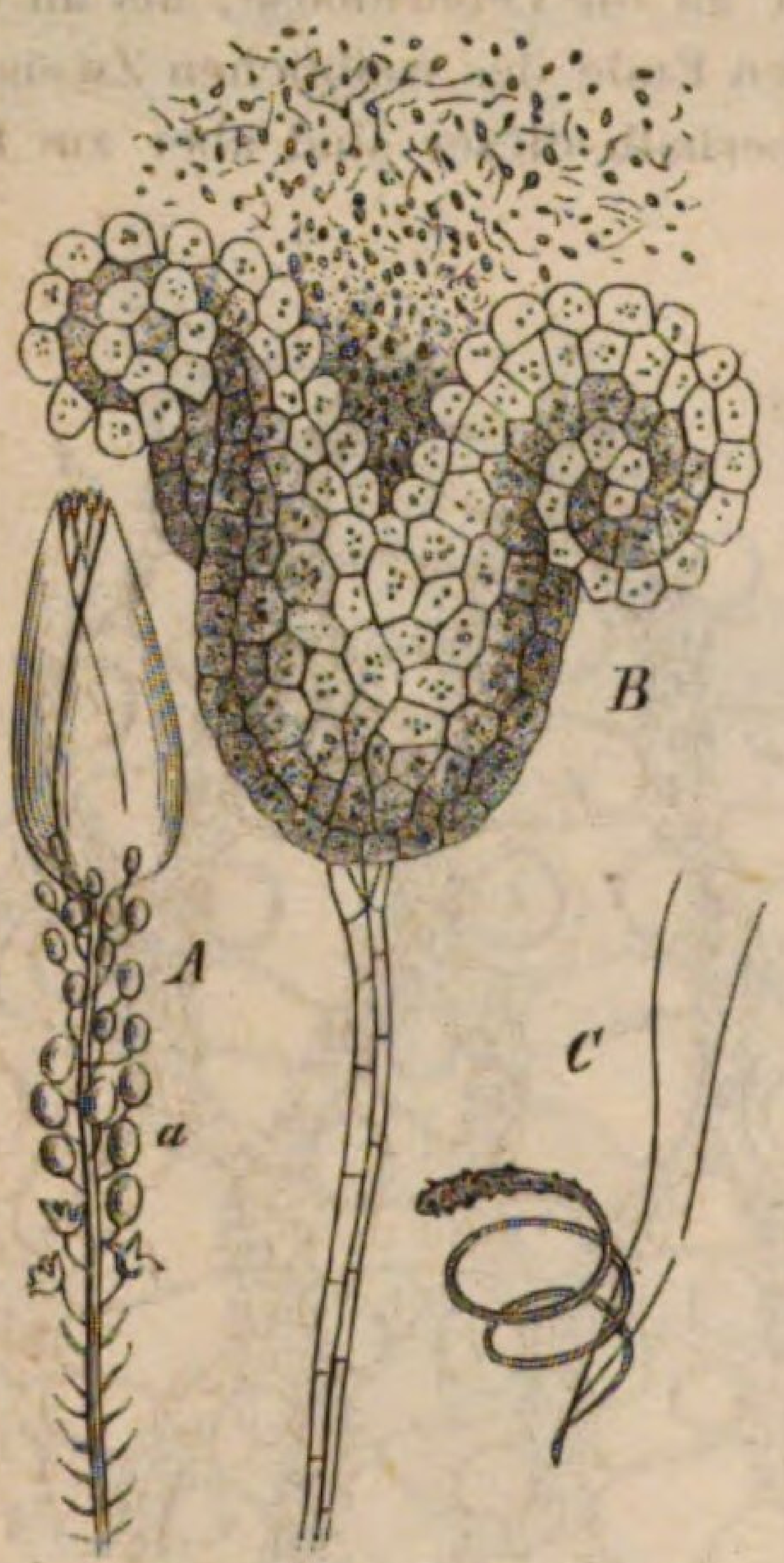


Fig. 230. Sphagnum acutifolium: *A* ein männlicher Zweig, theilweise entblättert, um die Antheridien *a* zu zeigen; *B* ein geöffnetes Antheridium sehr stark vergr.; *C* freies, bewegliches Spermatozoid. (nach Schimper).

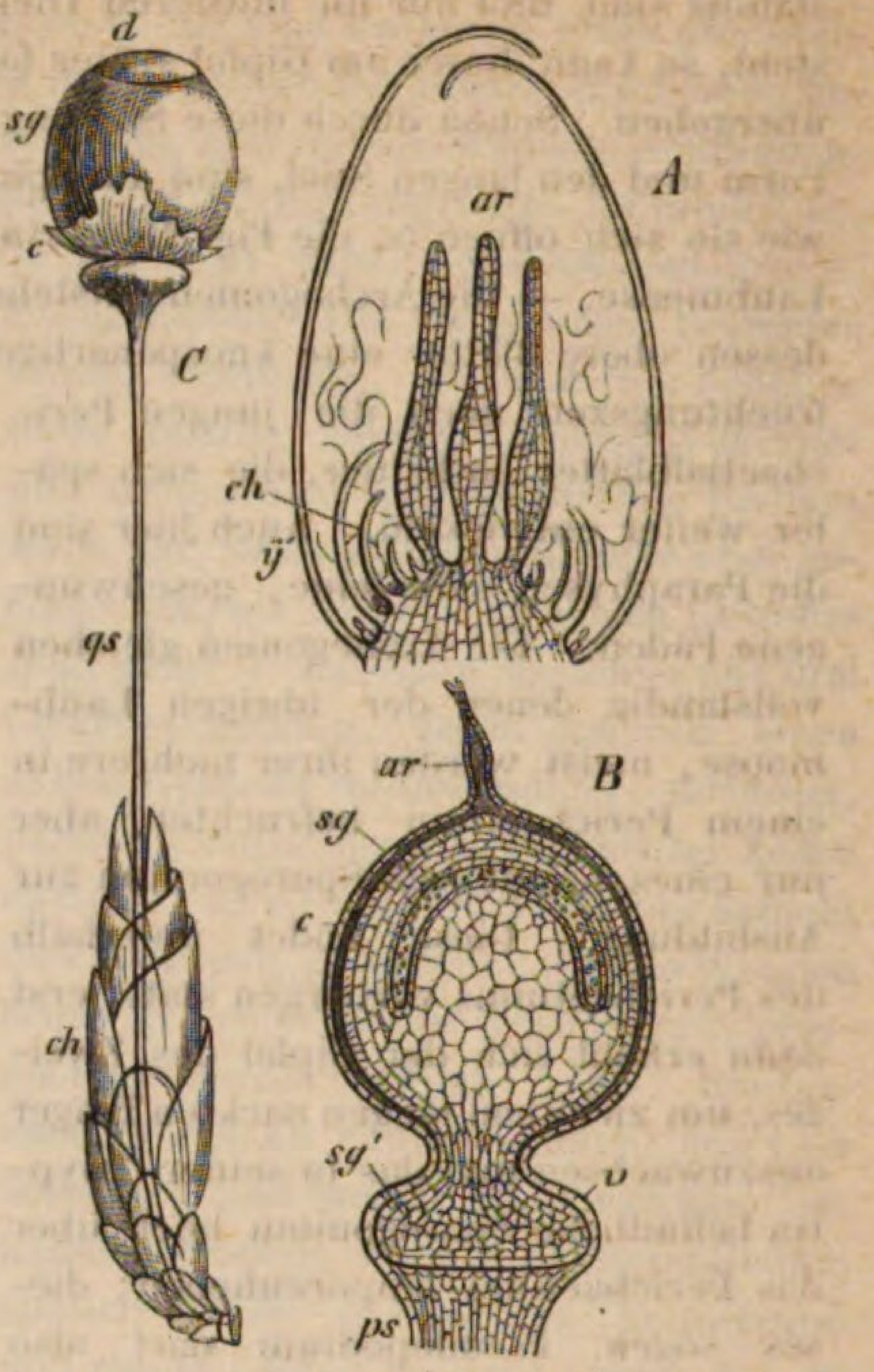


Fig. 231. Sphagnum acutifolium: *A* Längsschnitt der weiblichen Blüthe, *ar* Archegonien, *ch* Perichaetialblätter, noch jung, *y* die letzten Blätter des sogen. Perigynium. *B* Längsschnitt des Sporogoniums *sg*, dessen breiter Fuss *sg'* in der Vaginula *v* steckt, während die Kapsel von der Calyptra *c* umgeben ist, auf dieser Archegoniumhals *ar*. *ps* das Pseudopodium. — *C* Sphagnum squarrosum, reifes Sporogonium *sg* mit dem Deckel *d*, der zerrissenen Calyptra *c*; *qs* das gestreckte Pseudopodium aus dem Perichaetium *ch* hervorwachsend. (nach Schimper).

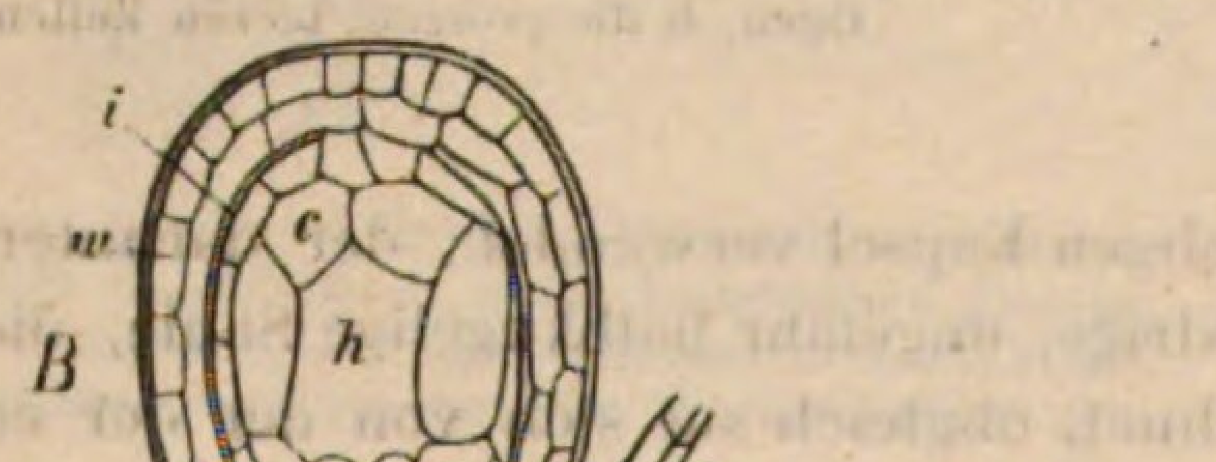


Fig. 232. Archidium phascoides: *A* Längsschnitt des jungen Sporogoniums die Mutterzelle *m* der Sporen zeigend; *B* Längsschnitt durch das junge Sporogonium sammt der Calyptra und Vaginula; Fuss des Sporogoniums, *w* Wand der Kapsel, *i* der Intercellularraum, *c* Columella, *h* Höhlung, aus welcher die Sporenurmutterzelle in *B* herausgefallen; *v* Vaginula, *st* Stamm, *b* Blätter; *a* Archegoniumhals. (nach Hofmeister). 200.

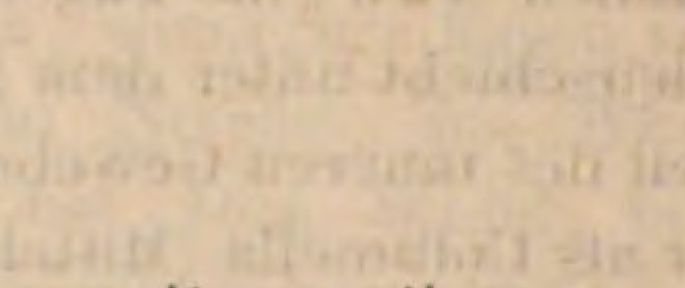


Fig. 233. Archidium phascoides, Längsschnitt durch ein fast reifes Sporogonium, dessen Wandung *w*, dessen Sporen *sp*; *v* die Vaginula, *b* Blätter des Stammes *s*. (nach Hofmeister). 100).

tet werden, zu welcher die Gattung Phascum den Uebergang macht; sie unterscheiden sich aber sämmtlich dadurch, dass ihre Sporenkapsel sich **nicht** durch einen Deckel öffnet, sondern durch Verwesung zerstört, die Sporen entlässt. Während die Gattung Phascum und Ephemerum[1]) die innere Differenzirung der Sporenkapsel in einer den echten Laubmoosen wesentlich entsprechenden Weise, wenn auch in einfacheren Abstufungen zeigt, weicht die Gattung Archidium schon bedeutender ab. Sie mag als interessante Uebergangsform etwas näher betrachtet werden.[2]) Der sehr kurze Stiel des Sporogoniums schwillt ähnlich wie bei den Sphagnen und selbst an die Lebermoose erinnernd an; die rundliche Kapsel sprengt die Calyptra seitwärts ab, ohne sie als Mütze emporzuheben. Mit den echten Laubmoosen stimmt Archidium darin überein, dass in der Kapsel ein ihrer Seitenfläche parallel verlaufender Intercellularraum entsteht, der die Wandung von der inneren Gewebemasse abtrennt; letztere erscheint als eine am Fuss und Scheitel in die Kapselwand übergehende Säule. Während nun aber bei den echten Laubmoosen eine jenem Intercellularraum gleichlaufende Zellschicht der Letzteren die Sporenmutterzellen producirt, ist es hier eine einzige in der inneren Gewebemasse excentrisch liegende Zelle, welche zur Urmutterzelle aller Sporen wird (Fig. 232 *A*); sie schwillt beträchtlich an und verdrängt ihre Nachbarn, bis sie frei in der Kapselhöhle liegt; sie theilt sich in vier Zellen, deren jede ihrerseits 4 Sporen producirt. Die Membran der Urmutterzelle bleibt erhalten, während die 16 Sporen heranwachsen und den ganzen Raum der Kapsel, deren innere Zellschicht ebenfalls aufgelöst wird, erfüllen (Fig. 233).

4) **Bei den echten Laubmoosen** (Bryinae) ist das Sporogonium immer (meist lang) gestielt; der Stiel (Seta) cylindrisch, unten stumpf zugespitzt, der Vaginula eingekeilt; die

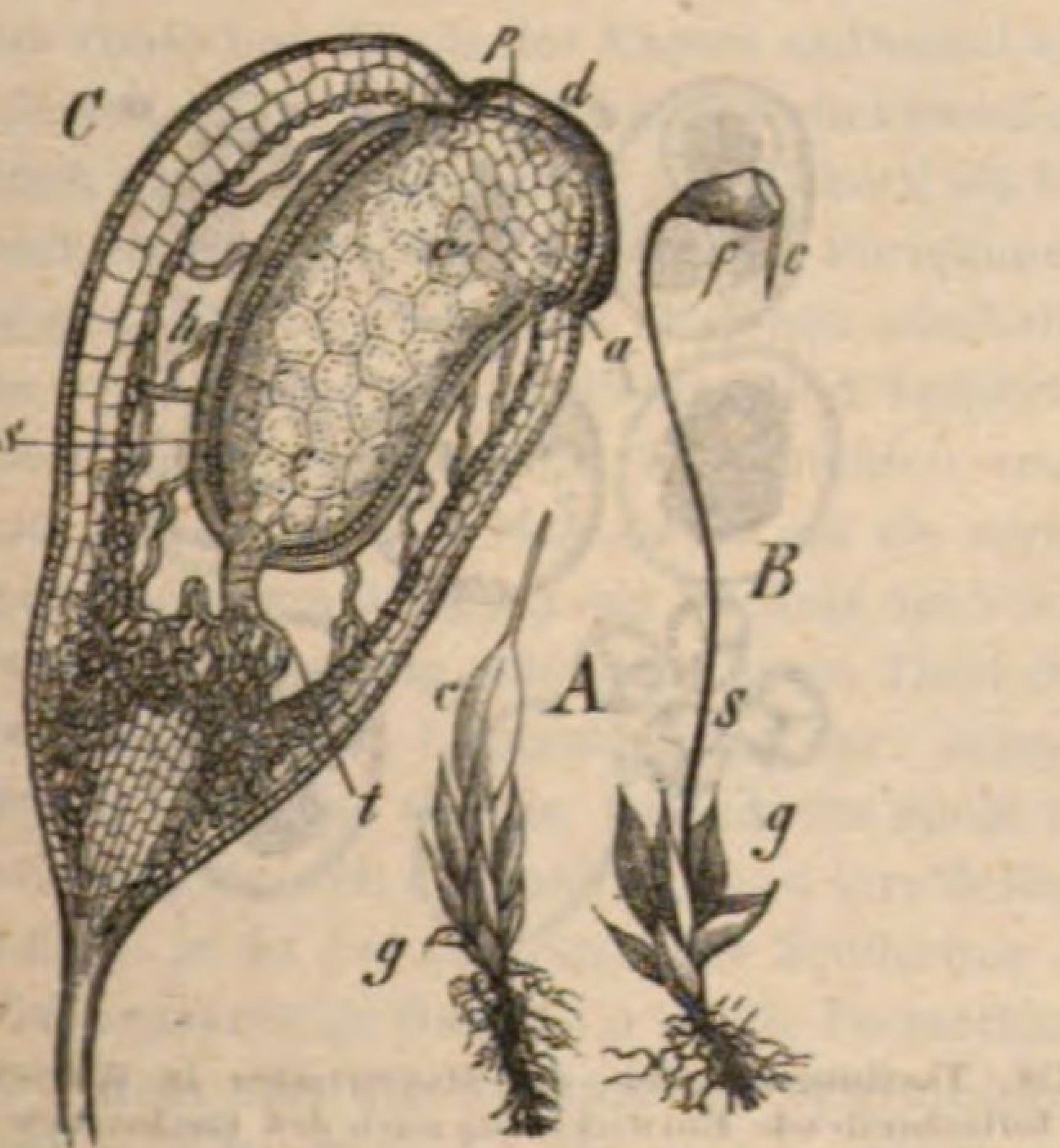


Fig. 234. Funaria hygrometrica: *A* ein belaubtes Stämmchen *g*, mit der Calyptra *c*; *B* eine Pflanze *g* mit dem fast reifen Sporogonium, dessen Seta *s*, Kapsel *f*, Calyptra *c*. *C* symmetrisch halbirender Längsschnitt der Kapsel; *d* Deckel, *a* Annulus, *p* Peristom, *c*, *c'* die Columella, *h* Luftraum, *s* die Urmutterzellen der Sporen; bei *A* ist das Gewebe der Columella gelockert in algenartige Fäden verwandelt.



Fig. 235. Die Mündung der Urne von Fontinalis antipyretica 50mal vergr. nach Schimper: *ap* äusseres Peristom, *ip* inneres Peristom.

Sporenkapsel öffnet sich immer durch Abwerfen ihres oberen Theils als Deckel (Operculum); dabei löst sich dieser entweder einfach von dem unteren Theil, der Urne glatt ab, oder eine Ringschicht von Epidermiszellen wird durch Quellung ihrer inneren Wände als sogen. An-

1) J. Müller in Jahrb. f. wiss. Bot. 1867. Bd. VI. p. 237.

2) Hofmeister in Bericht d. K. Sächs. Ges. d. Wiss. 1854. 22. April.

nulus abgeworfen und so der Deckel von der Urne getrennt. Ganz gewöhnlich erscheint der Rand der Urne nach dem Abwerfen des Deckels mit einer oder 2 Reihen geordneter Anhängsel von sehr regelmässiger und zierlicher Form besetzt; die einzelnen Anhängsel werden als Zähne und Cilien, ihre Gesammtheit als Peristom bezeichnet; fehlt das Letztere so heisst die

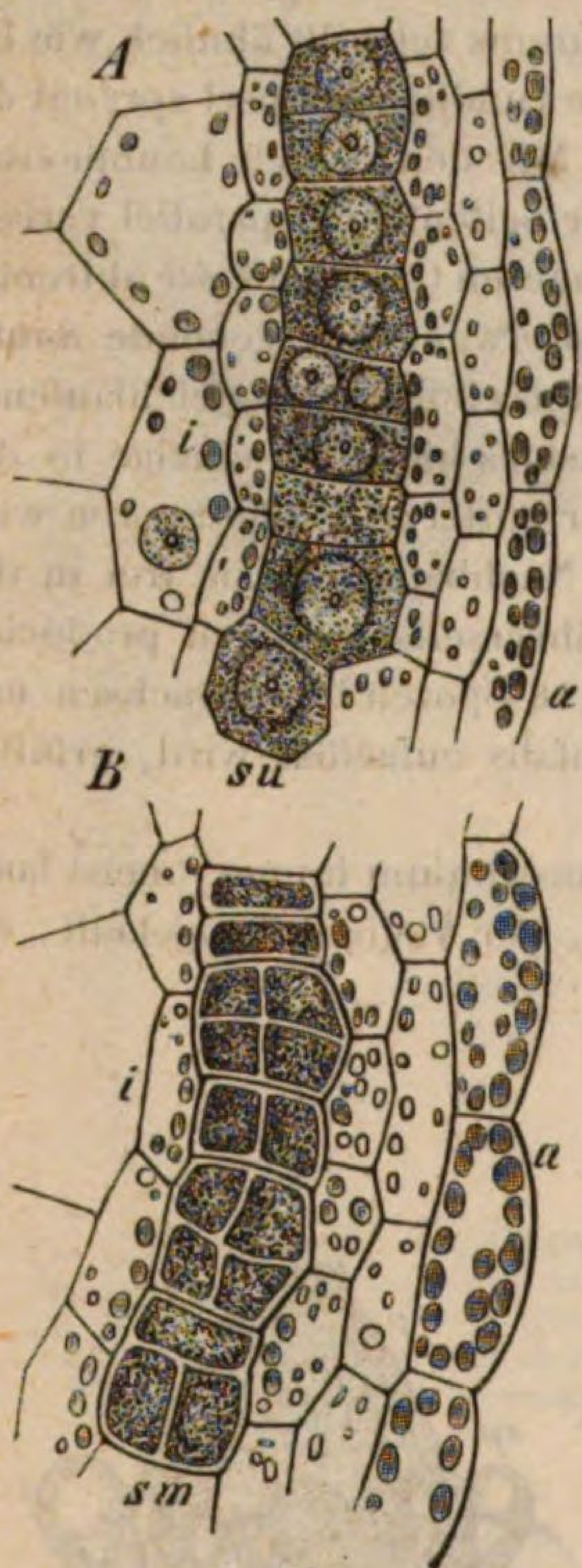


Fig. 236. Funaria hygrometrica: Querschnitte durch den Sporensack, bei *A* die Urmutterzellen *su*, bei *B* die noch nicht isolirten Sporenmutterzellen *sm* enthaltend; *a* Aussenseite, *i* Innenseite des Sporensackes (550).

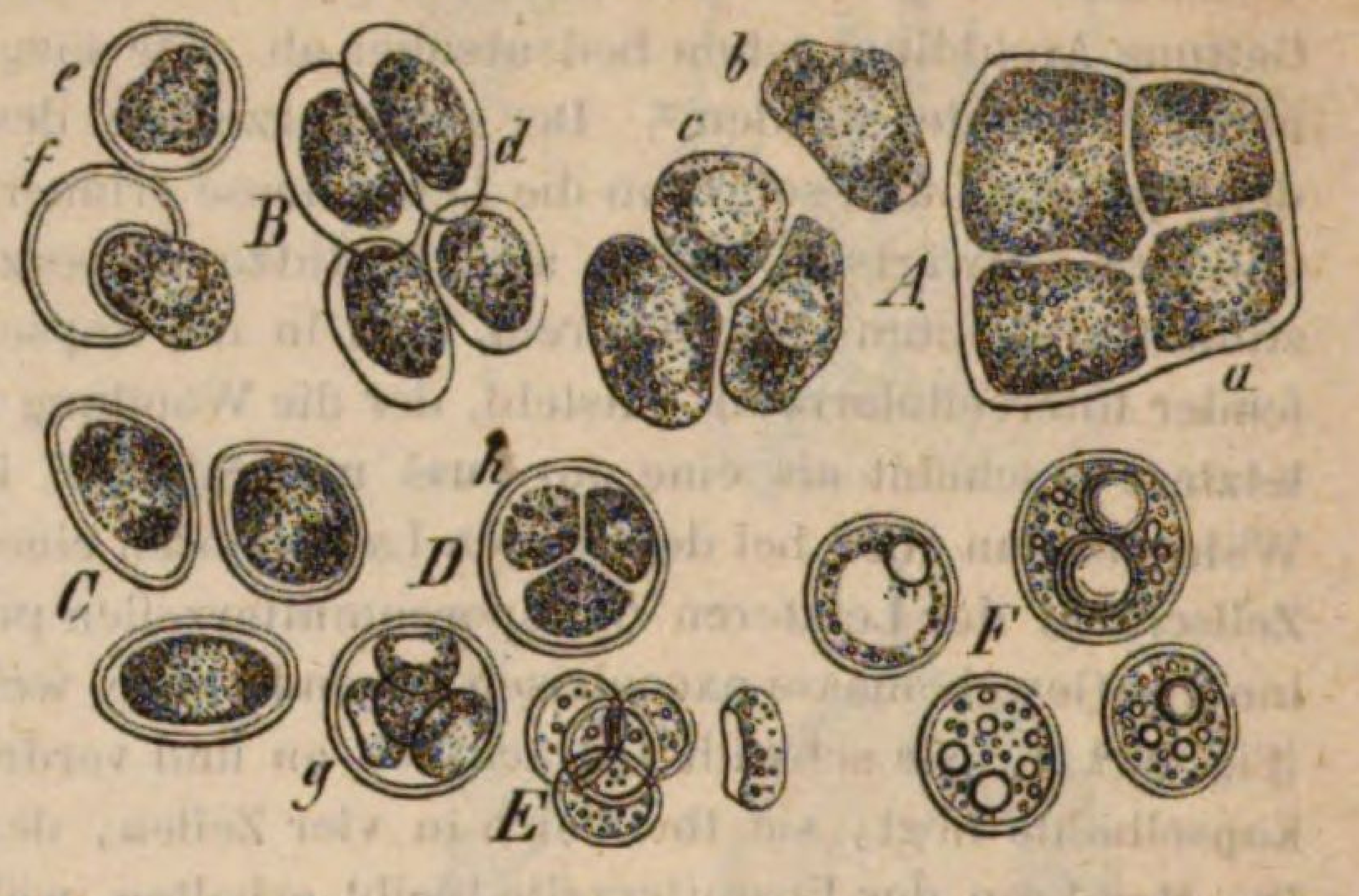


Fig. 237. Entwickelung der Sporen von Funaria hygrometrica, in sehr verdünntem Glycerin beobachtet; *A* Mutterzellen, bei *a* noch vereinigt, bei *b* und *c* beginnende Isolirung; *B* isolirte und mit Zellhaut umkleidete Mutterzellen, bei *f* den Protoplasmakörper entleerend; *C* Mutterzellen mit angedeuteter Vorbereitung zur Zweitheilung des Inhalts; *D* der Inhalt hat sich in vier Protoplasmaklumpen getheilt, diese noch umgeben von der Mutterzellhaut, sie selbst sind nackt; *E* die Sporen mit Zellhaut umhüllt; *F* reifende Sporen (550).

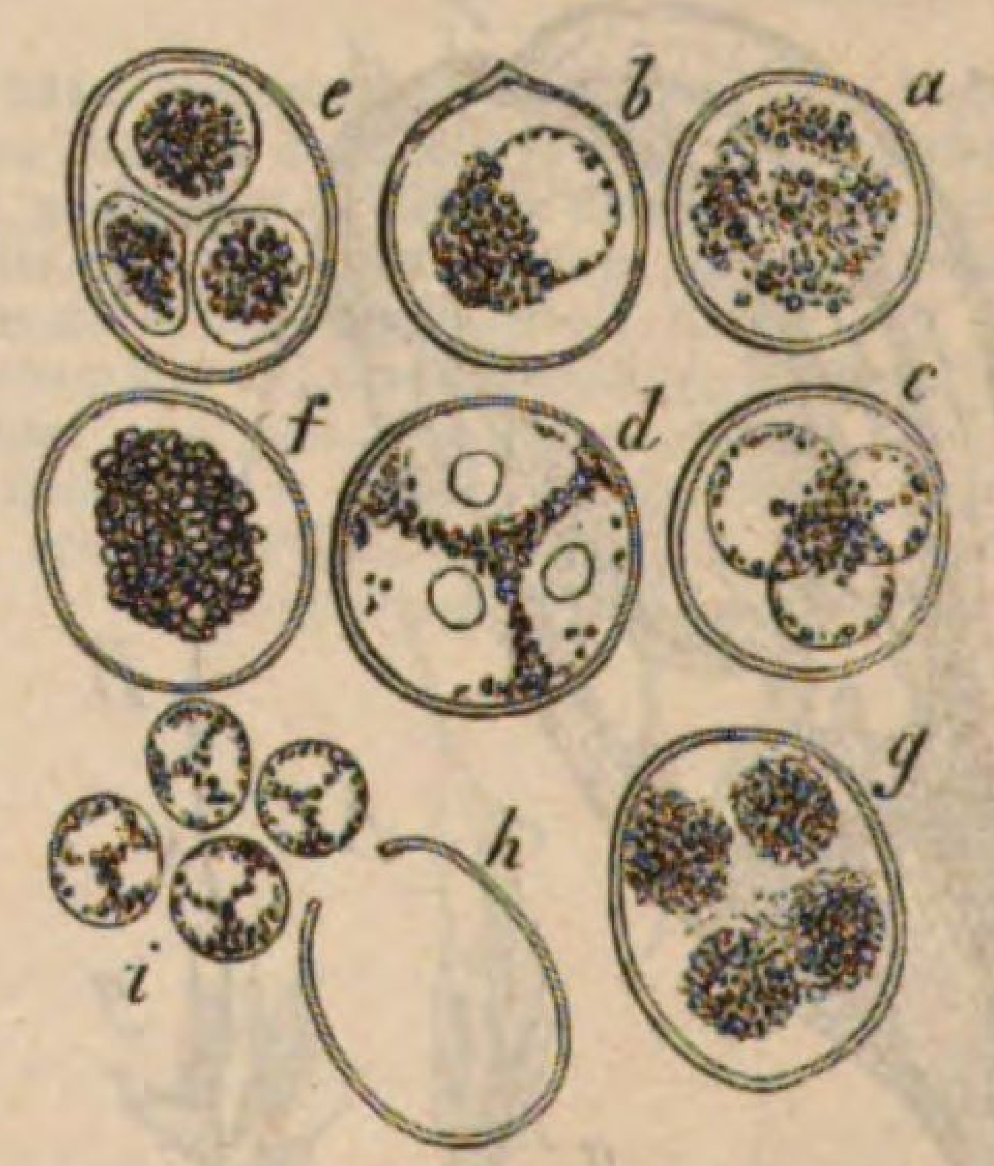


Fig. 238. Theilungszustände der Mutterzellen in Wasser beobachtet, fortschreitende Entwickelung nach den Buchstaben *a* — *i*.

Urne nacktmündig. — Die Kapsel des Sporogonium ist anfangs eine solide, homogene Gewebemasse; die Differenzirung ihres Inneren beginnt mit der Bildung eines ringförmigen Intercellularraums, der die aus mehreren Zellschichten bestehende Kapselwand abtrennt; letztere bleibt aber unten und oben mit dem Gewebe der Basis und des Scheitels der Kapsel in Verbindung; der Intercellularraum wird von Zellreihen durchsetzt, welche an der Kapselwand zur inneren Gewebemasse hinübergespannt sind; sie gleichen meist protonematischen oder Algen-Fäden, sind aber durch blosse Differenzirung des Kapselgewebes entstanden. Sie enthalten gleich den inneren Zellschichten der Wandung Chlorophyllkörner; die äussere Schicht der Kapselwand bildet sich zu einer sehr charakteristischen, aussen stark cuticularisirten Epidermis aus. — Die dritte oder vierte Zellschicht der inneren Gewebemasse, welche also durch 2 oder 3 Zellschichten von dem ringförmigen Luftraum getrennt ist, liefert die Mutterzellen der Sporen; sie zeichnen sich zunächst durch ihre dichte Erfüllung

mit Protoplasma, in welchem ein grosser centraler Kern liegt, aus und sind interstitienfrei mit dem umgebenden Gewebe parenchymatisch verbunden. Aus ihrer Theilung gehen die Sporenmutterzellen hervor, die sich durch Verflüssigung der Häute isoliren, und nun in dem mit Flüssigkeit erfüllten Raume des Sporensackes schwimmen bis sie durch abermalige Theilung die Sporen selbst bilden. Als Sporensack bezeichnet man nämlich die Zellschichten, durch welche der grosse Luftraum von den Sporenmutterzellen getrennt wird; es erscheint zweckmässig, auch die den Sporenraum nach der axilen Seite hin (Fig. 236 *i*) begrenzenden Schichten mit zum Sporensack zu rechnen; seine Zellen enthalten beiderseits stärkebildende Chlorophyllkörner. Das innere chlorophyllarme, grosszellige Gewebe, welches also vom Sporensack rings umgeben ist, wird als Columella unterschieden. Bei dem Abwerfen des Deckels wird der Sporensack zerrissen, die Columella bleibt vertrocknend stehen und bei einigen Gattungen bleibt ausserdem eine im Deckelraum horizontal ausgebreitete Zellschicht mit den Spitzen der Zähne verbunden, von diesen über der Oeffnung der Urne getragen, das Epiphragma.

Von den oben angedeuteten Structurverhältnissen müssen wir die Entstehung des Peristoms noch etwas näher in's Auge fassen. Bei den Gattungen, welche wie Gymnostomum kein Peristom bilden, ist das den Innenraum des Deckels erfüllende Parenchym gleichförmig und dünnwandig; es zieht sich bei der Reife der Kapsel vertrocknend im Grunde des Deckels, der wesentlich nur von der Epidermis gebildet wird, zusammen, oder es bleibt mit der Columella in Verbindung und stellt an deren Gipfel eine Verdickung dar, welche über die Oeffnung der Urne emporragt, oder es bildet eine Art Diaphragma, welches die Urnenmündung nach dem Abfallen des Deckels verschliesst (Hymenostomum). Den Uebergang zu den mit echtem Peristom versehenen Gattungen macht Tetraphis; hier fällt die feste Epidermis des oberen conischen Theils der Kapsel alsDeckel ab, während das ganze in ihm enthaltene Gewebe, dessen beide äussere Schichten dickwandig sind, kreuzweise in 4 Lappen spaltet; diese werden auch hier von den Systematikern als Peristom bezeichnet, obgleich ihre Entstehung und ihr Bau von dem des echten Peristoms der übrigen Gattungen weit abweicht. Mit Ausnahme der Polytrichaceen bestehen nämlich weder die Zähne, noch die Cilien aus Zellgewebe, sondern nur aus verdickten und verhärteten Stellen der Häute einer Zellschicht, welche durch einige zartwandige Zellschichten von der als Deckel abfallenden Epidermis getrennt ist; indem die letzteren sowohl als die zarten Stellen jener zerreissen und schwinden, bleiben nach dem Abfallen des Deckels die verdickten Wandstücke übrig. Ein Beispiel wird diess klarmachen: Fig. 239 stellt einen Theil des die Kapsel von Funaria hygrometrica symmetrisch halbirenden Längsschnittes dar, entsprechend der mit *a* bezeichneten Stelle bei Fig. 234 *C*; *e e* ist die auf der Aussenseite stark verdickte rothbraun gefärbte Epidermis; an der Stelle, wo sie sich ausbuchtet, sind ihre Zellen eigenthümlich geformt, sie bilden den Ring (Annulus); *se* ist das zwischen der Epidermis der Urne und dem Luftraum *h* liegende Gewebe; das grosszellige Gewebe *p* ist die Fortsetzung der Columella innerhalb des Deckelraums, bei *S* sieht man die obersten Sporenurmutterzellen; gerade oberhalb des Luftraumes *h* erhebt sich nun die Zellenschicht, welche das Peristom bildet; ihre nach aussen gekehrten Wandungen *a* sind stark verdickt und schön roth gefärbt, die Verdickung setzt sich noch theilweise auf die Querwände fort; die auf der axilen Seite gelegenen Längswände derselben Zellschicht (*i*) sind ebenso gefärbt aber weniger verdickt. Fig. 240 zeigt ferner einen Theil des Querschnitts durch den Basaltheil des Deckels; *r r* sind die unmittelbar über dem Ring gelegenen Epidermiszellen, den unteren Rand des Deckels bildend; *a* und *i* die verdickten Stellen der mit dem Deckel concentrischen Zellschicht, die das Peristom bilden. Ein Schnitt nahe dem Scheitel des Deckels würde statt der breiten Verdickungsmassen *i*, *i'*, *i''* nur den mittleren Theil der Innenwand aber stärker verdickt zeigen. Stellt man sich nun vor, dass bei der Reife der Kapsel der Ring und Deckel abfallen, die Zellen *p* und die zwischen *a* und *e* (Fig. 239) liegenden Zellen schwinden, dass ebenso die dünnen Zellhautstücke, zwischen *a*, *a'*, *a''* zwischen *i*, *i'*, *i''* in Fig. 240 zerstört werden, so bleiben die rothen dicken Wandstücke allein übrig; sie bilden 16 Paar zahnartiger oben zugespitzter Lappen, die in 2 con-

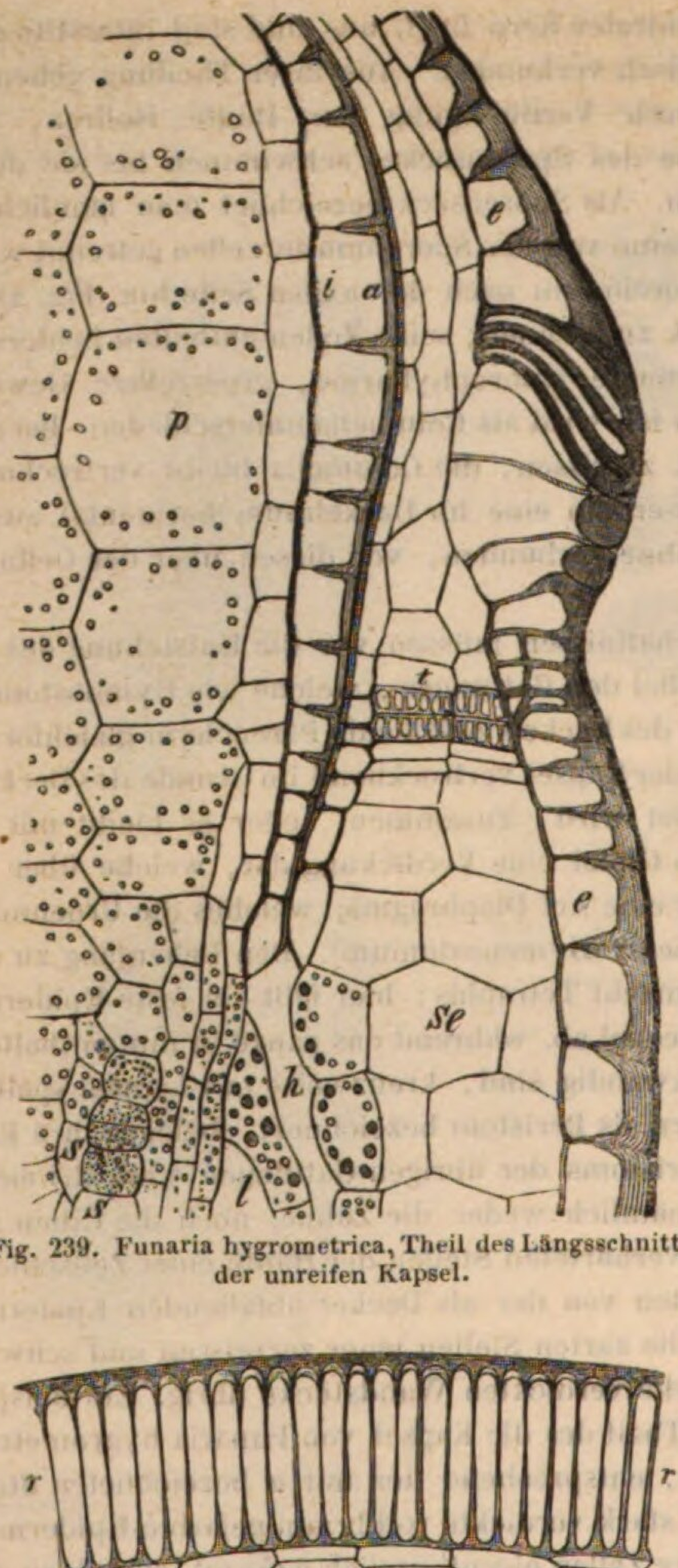


Fig. 239. Funaria hygrometrica, Theil des Längsschnitts der unreifen Kapsel.

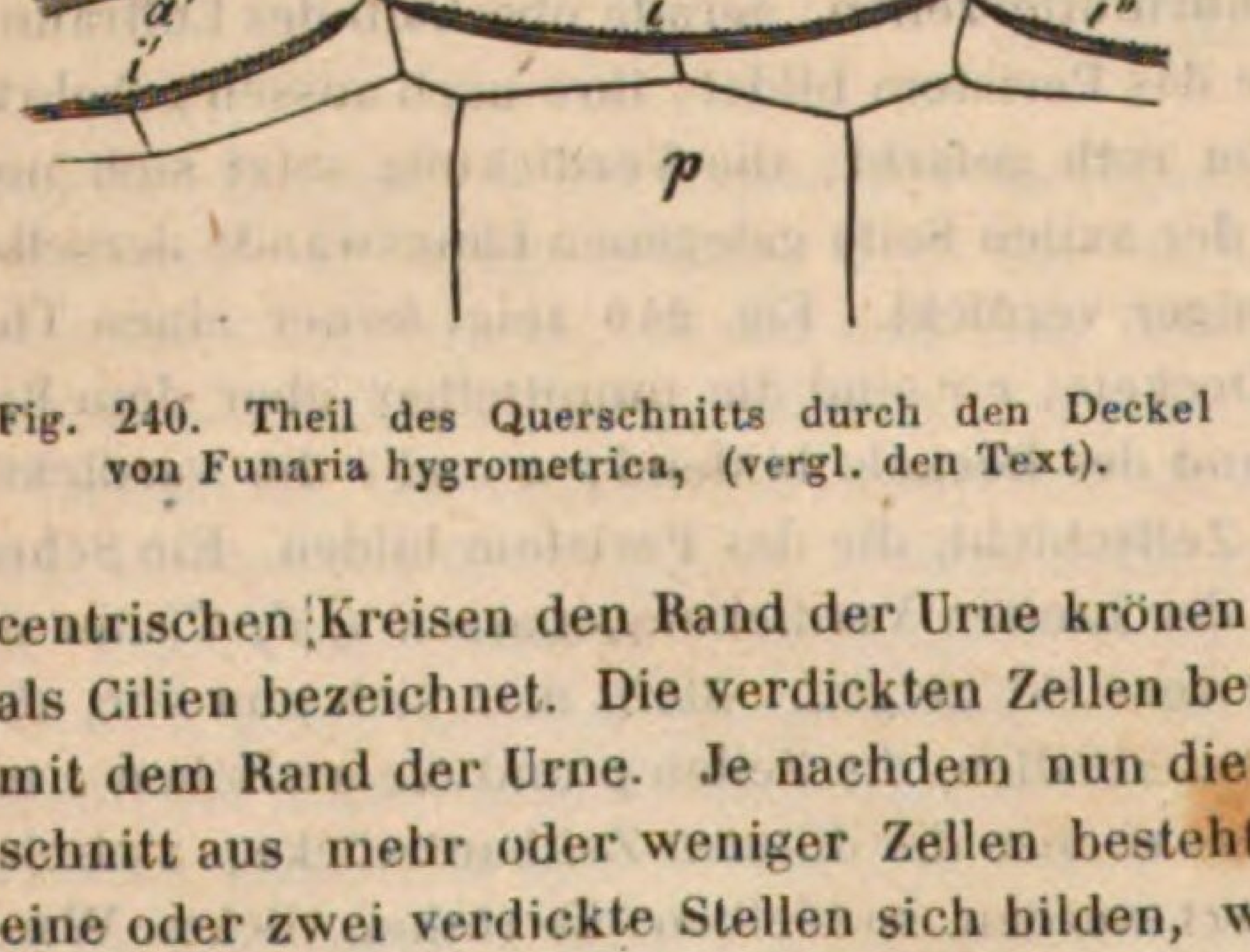


Fig. 240. Theil des Querschnitts durch den Deckel von Funaria hygrometrica, (vergl. den Text).

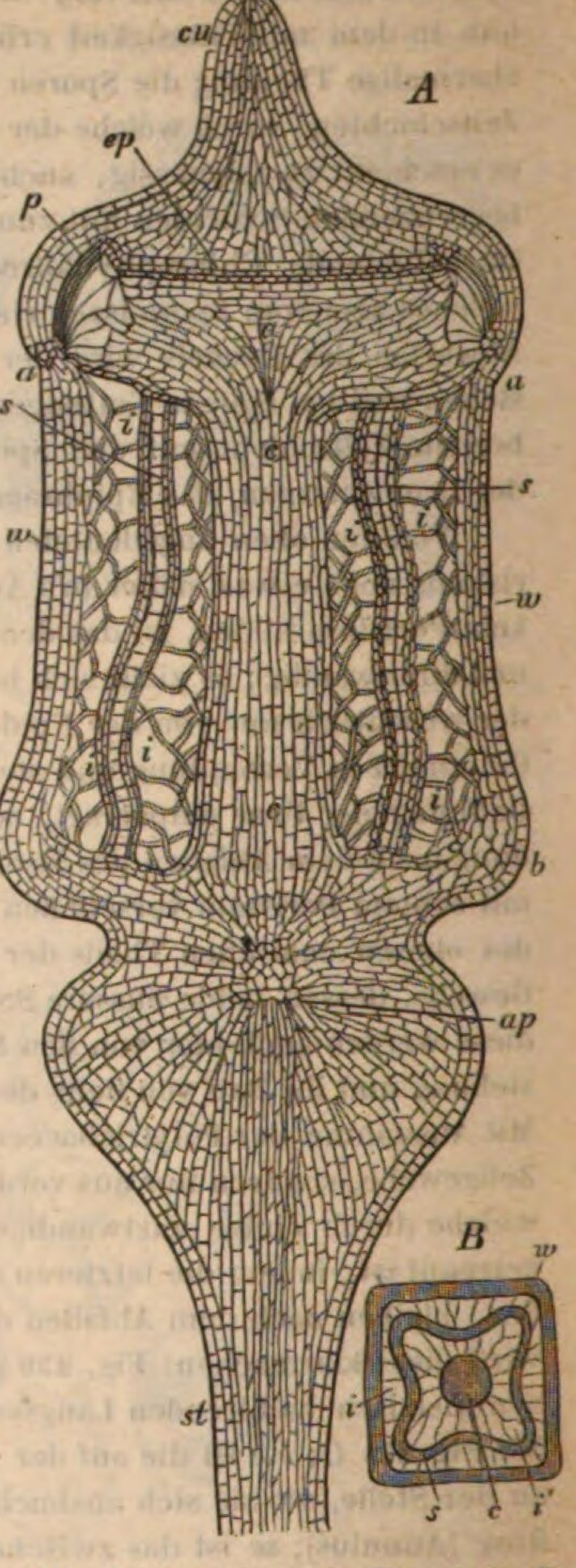


Fig. 241. *A* Längsschnitt der Kapsel von Polytrichum piliferum nach Lantzius-Beninga, 15mal vergr.; *B* der Querschnitt etwa 5mal vergr.; *w* Wandung der Kapsel, *cu* Deckel; *c c* Columella, *p* Peristom, *ep* Epiphragma, *a a* der Annulus; *i i* die Lufträume durchzogen von algenähnlichen Zellfäden, *s* Sporensack, die Urmutterzellen enthaltend; *st* die Seta, deren oberer Theil *ap* die Apophyse bildet.

centrischen Kreisen den Rand der Urne krönen; die äusseren werden als Zähne, die inneren als Cilien bezeichnet. Die verdickten Zellen bei *t* in Fig. 239 verbinden die Basis der Zähne mit dem Rand der Urne. Je nachdem nun die das Peristom bildende Zellschicht im Querschnitt aus mehr oder weniger Zellen besteht, je nachdem innerhalb einer dieser Zellen eine oder zwei verdickte Stellen sich bilden, wird die Zahl der Zähne und Cilien wechseln; sie beträgt aber immer ein Multiplum von 4, gewöhnlich 16, 32. In vielen Fällen

bleibt die Verdickung bei *i* weg, alsdann ist das Peristom einfach und nur von den Zähnen der äusseren Reihe gebildet. Häufig sind die Verdickungen bei *a* viel mächtiger als bei Funaria, die Zähne also dicker. Die verdickten Wandstellen können auch seitlich unter einander ganz oder stellenweise verschmelzen, dann bilden die Theile des Peristoms entweder unten oder oben eine Haut, die Zähne scheinen oben gespalten, das Endostom statt aus Cilien aus einem Gitter von Längs- oder Querleisten zusammengesetzt (Fig. 235), u. s. w. u. s. w. Es tritt hier eine Mannigfaltigkeit auf, deren Verfolgung selbst dem Anfänger leicht wird, wenn er sich das Princip klar gemacht hat. — Die innere und äussere Seite der Peristomzähne ist verschieden hygroskopisch, durch wechselnde Luftfeuchtigkeit krümmen sie sich daher bald einwärts, bald auswärts, zuweilen schraubig umeinander (Barbula).

Die Polytrichen, zu denen die grössten und die vollkommensten Moose gehören, weichen im Bau ihrer Kapsel mehrfach von den übrigen ab. Die Zähne des Peristoms werden hier nicht blos von einzelnen Membranstücken, sondern von Bündeln verdickter Faserzellen gebildet; diese Bündel sind hufeisenförmig, die aufwärtsgerichteten Schenkel je zweier Bündel bilden zusammen einen der 32—64 Zähne. Eine die Spitzen der Zähne verbindende Zellenschicht *ep* (Fig. 241), bleibt nach dem Abfallen des Deckels und der Vertrocknung der benachbarten Zellen als Epiphragma über der Urne ausgespannt. Der Sporensack ist bei manchen Arten, wie Polytr. piliferum, durch einen Luftraum von der Columella getrennt, der gleich dem äusseren Luftraum von confervenartigen Zellreihen durchsetzt wird. Bei den meisten Polytrichen ist die Seta unter der Kapsel angeschwollen, eine Erscheinung die in etwas anderer Weise bei der Gattung Splachnum sich wiederholt, wo sich dieser Theil zuweilen als flache Scheibe quer ausbreitet.

Vierte Gruppe.

Die Gefässkryptogamen.

Unter diesem Namen fassen wir die Farne, Schachtelhalme, Ophioglosseen, Rhizocarpeen und Lycopodiaceen in eine Gruppe zusammen. Wie bei den Muscineen gliedert sich auch hier der Entwickelungsprocess in zwei, morphologisch und physiologisch scharf geschiedene Generationen: aus der Spore nämlich entsteht zunächst eine geschlechtliche Generation; aus dem befruchteten Archegonium derselben geht dann zweitens eine neue Pflanze hervor, die keine Geschlechtsorgane, wohl aber zahlreiche Sporen bildet; bei den Farnen und Equiseten sind diese unter sich gleichartig, die Rhizocarpeen und Lycopodiaceen erzeugen dagegen zweierlei Sporen, grosse und kleine, Macro- und Microsporen.

Die den Sporen entsprossene Geschlechtsgeneration bleibt bei den Gefässkryptogamen immer ein Thallus, sie erhebt sich niemals, wie bei den höher entwickelten Moosen zu einer Gliederung in Stamm und Blatt, bleibt klein und zart und schliesst ihr Leben mit beginnender Ausbildung der zweiten Generation ab; sie erscheint daher äusserlich als ein blosser Vorläufer der weiteren Entwickelung, als ein Uebergangsgebilde zwischen der keimenden Spore und der mannigfach gegliederten zweiten Generation; daher der Name Prothallium für die erste Geschlechtsorgane erzeugende Generation der Gefässkryptogamen.

Betrachtet man nun die fünf Classen in der oben aufgeführten Reihenfolge; so zeigt sich die merkwürdige und für weitere Betrachtungen wichtige Thatsache, dass das Prothallium von den Farnen bis zu den Lycopodiaceen hin eine immer einfachere Entwickelung und geringere morphologische Gliederung darbietet. Bei der den Muscineen nächststehenden Abtheilung der Farne, den Hymnophyllaceen gleicht es dem Protonema der Laubmoose zumal dem mit einem Flächenvorkeim versehenen der Sphagna und Tetraphiden; bei anderen Farnen und den Equiseten ist das Prothallium dem Thallus der niedrigsten Lebermoose ähnlich. Diese Prothallien wachsen zuweilen lange Zeit fort, sie enthalten viel Chlorophyll und bilden zahlreiche Wurzelhaare; nachdem sie so durch selbständige Ernährung hinreichend erstarkt sind, erzeugen sie die Archegonien und Antheridien, meist in grösserer Anzahl; dabei macht sich, obgleich aus gleichartigen Sporen hervorgegangen, bei diesen Prothallien bereits ein Streben zum Diöcismus geltend, wenn auch nicht selten beiderlei Geschlechtsorgane auf einem derselben entstehen. Bei den Rhizocarpeen und Lycopodiaceen dagegen ist die Scheidung der Geschlechter schon durch die zweierlei Sporen vorgebildet: die Macrosporen sind nämlich weiblich, insofern sie ein sehr kleines Prothallium entwickeln, welches ausschliesslich Archegonien, zuweilen nur ein einziges, producirt; das weibliche Prothallium der Rhizocarpeen tritt als kleines, im Inneren angelegtes, später hervortretendes Anhängsel der grossen Spore auf und wird von dieser ernährt; bei den Selaginellen und Isoëten, die zu den Lycopodiaceen gehören, entwickelt sich dagegen das Prothallium in der Spore selbst, diese mit einem Gewebekörper erfüllend, nur die Archegonien treten durch Spalten der Sporenhaut zu Tage hervor. Die Microsporen der Rhizocarpeen und Lycopodiaceen entwickeln gar keine Prothallien oder nur schwache Andeutungen von solchen (Salvinia), ihre Keimung besteht einfach in der Erzeugung der Spermatozoiden. —

In allen Classen der Gefässkryptogamen sind die weiblichen Organe den Archegonien der Muscineen in den wesentlichen Verhältnissen ähnlich aber mit ihrem Bauchtheile dem Gewebe des Prothalliums eingesenkt und im Allgemeinen einfacher gebaut: dieses um so mehr, je geringer die Entwickelung des Prothallium überhaupt ist.[1]) — Auch die Spermatozoiden sind denen der Muscineen nicht unähnlich, aber complicirter als diese gebaut; sie bestehen aus einem schraubiggewundenen Körper, der einen blasigen Anhang trägt und mit zahlreichen Cilien am Vorderende versehen ist.

D i e z w e i t e , u n g e s c h l e c h t l i c h e , S p o r e n e r z e u g e n d e G e n e r a t i o n entsteht nun aus der befruchteten Eizelle im Archegonium. Nach den Ausführungen Pringsheim's an Salvinia ist es nicht unwahrscheinlich, dass die Eizelle selbst als die erste Scheitelzelle des embryonalen Stammes zu betrachten ist; sie theilt sich (bei Farnen, Equiseten, Rhizocarpeen) durch eine zu ihrer Wachsthumsaxe schiefe Wand und bildet so ein erstes Segment und eine Scheitelzelle; indem jenes sich nochmals theilt und diese ein neues mit jenem alternirendes

1) Eine die ganze Gruppe umfassende Darstellung des Baues der Archegonien kann gegenwärtig nicht gegeben werden, da die von Hofmeister angenommene Uebereinstimmung der verschiedenen Classen durch die Beobachtungen Pringsheim's und Hanstein's an Rhizocarpeen zweifelhaft geworden ist. — Hofmeister nennt die Centralzelle Embryosack, die in ihr entstehende Eizelle, die durch Befruchtung den Embryo liefert, nennt er Keimbläschen, ein Sprachgebrauch, dem ich nicht folge.

Segment bildet, wird der Embryo vierzellig, die vier Zellen liegen so, dass sie durch einen Längsschnitt symmetrisch halbirt werden; die vordere bleibt als Stammscheitelzelle thätig, eine hintere wird zur Mutterzelle der ersten Wurzel (die bei Salvinia sich nicht entwickelt), eine andere (das zweite Segment) zum ersten Blatt. Dieser nach Pringsheim's Beschreibung für Salvinia entnommenen Deutung der ersten Embryoentwickelung stehen zwar noch manche Angaben Hofmeister's für Farne, Equiseten und Rhizocarpeen gegenüber, es scheint aber, dass die Differenzen einer Ausgleichung günstig sind; wirklich anders scheinen sich aber die Lycopodiaceen zu verhalten.

Während die sporenerzeugende Generation der Muscineen ein blosses Anhängsel der Geschlechtspflanze bleibt, gewissermassen als Frucht derselben erscheint, entwickelt sich dagegen die entsprechende Generation der Gefässkryptogamen zu einer stattlichen, hoch organisirten selbständigen Pflanze, die schon in früher Jugend von dem Prothallium sich frei macht und sich selbst ernährt. Diese zweite Generation ist es, was man gewöhnlich schlechthin ein Farnkraut, einen Schachtelhalm u. s. w. nennt, sie besteht jederzeit aus einem blättertragenden, meist zahlreiche echte Wurzeln tragenden Stamm; doch können die Wurzeln gelegentlich ganz fehlen, wie bei manchen Hymenophyllen, Psilotum und Salvinia. In vielen Fällen, zumal bei Farnen, Equiseten und (den vorweltlichen) Lycopodiaceen erreicht die sporentragende Generation grossartige Dimensionen bei unbegrenzter Lebensdauer, nur wenige Arten sind (wie Salvinia) einjährig.

Die Blätter sind dem Stamme quer eingefügt und oft mannigfaltig verzweigt (Farne, Ophioglosseen); bei derselben Pflanze pflegt jedoch noch keine so grosse Mannigfaltigkeit der Blattformen durch Metamorphose aufzutreten, wie bei den Phanerogamen.

Die Wurzeln entstehen gewöhnlich in acropetaler Folge am Stamm (oder an Blattstielen, manche Farne) und verzweigen sich monopodial oder dichotomisch; sie bleiben unter einander gleichwerthig, niemals gewinnt die erste Wurzel die Bedeutung einer Pfahlwurzel wie bei den Phanerogamen.

Die Differenzirung der Gewebesysteme tritt bei dieser Pflanzengruppe zum ersten Male in grosser Vollkommenheit hervor; Epidermis, Grundgewebe und Fibrovasalstränge sind immer deutlich geschieden und in mannigfaltigen Zellformen entwickelt. Die Fibrovasalstränge sind geschlossene, ihr Phloëm umgiebt meist wie eine Scheide den Xylemkörper des einzelnen Stranges.

Die Verzweigung des Stammes der Gefässkryptogamen ist bei den verschiedenen Classen sehr verschieden und wird bei diesen behandelt werden; hier sei nur bemerkt, dass axilläre Verzweigung in dem Sinne wie bei den Phanerogamen wahrscheinlich nicht vorkommt.

Die Erzeugung der Sporangien ist in den meisten Fällen deutlich eine Function der Blätter, in einigen Fällen (Pilularia) ist diess noch einigermaassen zweifelhaft aber wahrscheinlich werden weitere Untersuchungen als allgemeines Gesetz hinstellen, dass die Sporangien der Gefässkryptogamen immer Erzeugnisse der Blätter sind. In ihrer Form und Umhüllung durch benachbarte Organe zeigen die Sporangien in dieser Gruppe beträchtliche Verschiedenheiten, innerhalb jeder Classe aber sind diese Verhältnisse sehr constant.

Es leuchtet nach allem bisher Gesagten ein, dass die Sporangien der Gefässkryptogamen zwar physiologisch, nicht aber morphologisch mit dem Sporogonium

der Moose äquivalent sind; das Letztere stellt für sich allein die ganze letzte Generation der Moose dar, während das Sporangium der Gefässkryptogamen ein verhältnissmässig kleiner Auswuchs eines Blattgebildes der aus Stamm, Blatt und Wurzel bestehenden zweiten Generation ist. Auch ist die Entstehung der Sporenmutterzellen hier eine andere als bei den Muscineen. Innerhalb des Sporangiums wird schon in früher Jugend eine einzige centrale Urmutterzelle angelegt (auch bei den Ophioglosseen?) aus deren wiederholten Theilungen die Mutterzellen hervorgehen. Die Entstehung der Sporen selbst aus den Mutterzellen hat mehr Aehnlichkeit mit den entsprechenden Vorgängen der Muscineen. Die Mutterzellen isoliren sich auch hier aus dem ursprünglichen Gewebeverband und theilen sich in in vier Sporen, wobei der Viertheilung gewöhnlich die Andeutung einer Zweitheilung vorausgeht. Der Unterschied von Macro- und Microsporen bei den Rhizocarpeen und Lycopodiaceen entwickelt sich erst nach der Viertheilung der Mutterzellen, die vorher für beiderlei Sporen gleichartig waren.

Die Gefässkryptogamen sind eine durch deutliche Verwandtschaftsbande zusammengehaltene Gruppe, die sich aber in fünf neben einander hinlaufende und divergirende Reihen oder Classen spaltet. Durch ihre Prothalliumbildung lehnen sich zumal die Farne und Equiseten an die niedrigsten Entwickelungsstufen der Muscineen an, die Rhizocarpeen und Lycopodiaceen entfernen sich auch in dieser Beziehung schon weit von der genannten Gruppe; sie vermitteln dafür durch ihre geschlechtliche Fortpflanzung den Uebergang zu den Phanerogamen, von den Sporenpflanzen zu den Samenpflanzen, wie bei der allgemeinen Charakteristik dieser gezeigt werden wird.

Der Nachweis dafür, dass die sogen. Moosfrucht, das Sporogonium der Moose nach seiner Stellung im Generationswechsel das Aequivalent der ganzen belaubten und bewurzelten sporentragenden Pflanze der Gefässkryptogamen ist, wurde schon von Hofmeister 1851 (Vergleichende Untersuchungen p. 139) erbracht. Es ist diess in Verbindung mit den von ihm aufgedeckten Beziehungen der Lycopodiaceen zu den Coniferen die folgenreichste Entdeckung, die jemals auf dem Gebiete der Morphologie und Systematik gemacht wurde.

Zur vorläufigen Orientirung in dem nun zu untersuchenden Gebiete der Gefässkryptogamen diene zunächst folgende systematische Uebersicht.

Gefässkryptogamen.

Die Geschlechtsgeneration entwickelt sich aus den Sporen und ist ein Thallusgebilde von geringer Grösse; die Archegonien sind dem Prothallium mit dem Bauchtheile eingesenkt; die Spermatozoiden sind schraubig gewunden mit blasigem Anhang, am spitzen Vorderende mit zahlreichen Wimpern besetzt. — Die zweite aus dem befruchteten Ei im Archegonium entstehende Generation bildet die Sporen und differenzirt sich in Stamm, Blätter und Wurzeln; die Verzweigung des Stammes ist nicht axillär; das Gewebe differenzirt sich in Epidermis, Grundgewebe und geschlossene Fibrovasalstränge; die Sporangien sind Producte der Blätter; die Sporenmutterzellen entstehen durch wiederholte Zweitheilung aus einer centralen Zelle des Sporangiums (Ophioglosseen?) und bilden durch Viertheilung (nach angedeuteter Zweitheilung) die Sporen.

I.

Isospore Gefässkryptogamen.

Es wird nur eine Art von Sporen erzeugt; das Prothallium vegetirt längere Zeit unabhängig von der Spore und bildet Antheridien und Archegonien.

1) Farne: Prothallium oberirdisch, grün; Verzweigung des Stammes der Anlage nach dichotomisch, exogene Adventivknospen aus Blättern: die Sporangien sind Haargebilde der Blätter.

2) Equiseten: Prothallium grün, oberirdisch; Verzweigung des Stammes ausschliesslich durch endogene Seitenknospen; Blätter sehr einfach, quirlständig, Scheiden bildend; die Sporangien entstehen zu mehreren am Rande metamorphosirter Blätter, die einen terminalen Fruchtstand bilden.

3) Ophioglosseen: Prothallium in den beiden bekannten Fällen unterirdisch, nicht grün, monöcisch; Verzweigung des Stammes unbekannt; die Blätter aus scheidigem Grund eine gestielte Lamina bildend; die Sporangien entstehen auf einer Auszweigung des Blattes, die eine Rispe oder Aehre bildet.

II.

Heterospore Gefässkryptogamen.

Es werden Macro- und Microsporen erzeugt; die Macrospore bildet das weibliche Prothallium, und ernährt dasselbe, letzteres wird niemals selbständig; die Microsporen bilden nur eine rudimentäre Andeutung eines Prothallium oder gar keines und erzeugen die Spermatozoiden.

4) Rhizocarpeen: Das weibliche Prothallium tritt aus dem Sporenraum hervor und bleibt mit seiner Unterseite der Macrospore angeheftet; seine Massenentwickelung ist geringer als die der Spore. — Die Sporangien entstehen zahlreich im Inneren hohler Behälter (Sporenfrüchte) und bilden entweder eine einzige Macrospore oder zahlreiche Microsporen. Die Sporenfrüchte sind Blattanhängsel.

5) Lycopodiaceen: Die Macrosporen sind nur bei zwei Abtheilungen, den Selaginellen und Isoëten bekannt; das Prothallium erfüllt hier den Raum der Macrospore und tritt nur mit dem Archegonientragenden Theil hervor. — Endverzweigung des Stammes dichotomisch, oder es findet keine Verzweigung statt (Isoëtes). — Die Sporangien entstehen auf der Oberseite, nahe der Basis der Blätter, einzeln; die Macrosporangien bilden wenige Macrosporen, die Microsporangien zahlreiche Microsporen.

Classe 7.

Die Farne[1]).

1) Die erste oder geschlechtliche Generation. Das Prothallium ist noch nicht bei allen Familien der Farne hinreichend bekannt, zeigt aber schon in den bekannten Fällen beträchtliche Verschiedenheiten in der Entwickelung. Bei der Keimung der Sporen, die gewöhnlich erst nach längerer Ruhezeit beginnt, wird das cuticularisirte, meist mit Leisten oder Buckeln oder Stacheln versehene

1) H. v. Mohl: Ueber den Bau des Stammes der Baumfarne (Vermischte Schriften p. 108). Hofmeister: Ueber Entwickelung und Bau der Vegetationsorgane der Farne (Abhandl. d. königl. Sächs. Ges. d. Wiss. 1857. V.). — Derselbe: Ueber die Verzweigung der Farne (Jahrb. f. wiss. Bot. III, 278). — Mettenius: Filices horti botan. Lipsiensis (Leipzig 1856). — Derselbe: Ueber die Hymenophyllaceen (Abhandl. der königl. Sächs. Ges. d. Wiss. 1864. VII.). — Wigand: Bot. Unters. (Braunschweig 1854). — Dippel: Ueber den Bau der Fibrovasalstränge in dem Berichte deutscher Naturf. u. Aerzte in Giessen 1865, p. 142). — Rees: Entwickelung des Polypodiaceensporangiums (Jahrb. f. wiss. Bot. V. 5. 1866.).

Exosporium zersprengt, wenn das chlorophyllhaltige Endospor schlauchartig sich verlängernd, hervortritt. Bei manchen Hymenophyllaceen wächst der Keimschlauch zu einem protonemaähnlichen, verzweigten, gegliederten Faden aus, dessen Zweige mit je einer Scheitelzelle fortwachsen, die sich quer theilt; erst später entstehen (an Tetraphis erinnernd) an diesem Protonema einzelne einschichtige Flächenvorkeime, welche die Antheridien und Archegonien am Rande tragen (Näheres s. unten). Bei den Osmundaceen und Polypodiaceen erfährt die Scheitelzelle des noch kurzen Keimfadens alsbald auch Längstheilungen, womit ein mehr oder minder lebhaftes Breitenwachsthum eingeleitet wird; es entsteht so eine zunächst einschichtige Gewebeplatte, welche bei Osmunda bandartig schmal, bei den andern meist breit herz- oder nierenförmig wird und in einer vorderen Einbuchtung ihren fortwachsenden Scheitel besitzt. Dieser sowohl wie einzelne Randzellen können Sprossungen erzeugen, die bei alten Prothallien von Osmunda regalis oft längere Zeit als einfache Zellreihen fortwachsen, um sich erst später am Ende zungenförmig zu verbreitern. Antheridien und Wurzelhaare werden bei Osmunda aus Randzellen des Prothalliums erzeugt und nur wo dieses besonders breit wird, bildet es in seiner Mediane einen mehrschichtigen auf der Unterseite Wurzelhaare treibenden Mittelnerven; bei den Polypodiaceen dagegen treten die Wurzelhaare gewöhnlich nur auf der Schattenseite oder Unterseite des hinteren Theils der Prothalliumplatte hervor, zwischen ihnen zahlreiche Antheridien, die hier nur ausnahmsweise randständig sind; die Archegonien werden auf einem mehrschichtigen Polster auf derselben Seite, welches hinter der vorderen Einbuchtung liegt erzeugt; bei Ceratopteris thalictroides entstehen mehrere archegonientragende Polster hinter Einbuchtungen des Randes. — Die Prothallien sind reich an Chlorophyllkörnern, die sich durch Theilung vermehren; sie wachsen bei sehr geringer Lichtintensität, ähnlich wie viele Lebermoose und Laubmoosprotonemen; auch das haben sie mit manchen Lebermoosen gemein, dass sie ihre fortwachsende Scheitelregion dem Schatten zukehren; wenn sie aufrecht wachsen, so steht bei den Polypodiaceen die eine breite Fläche dem Lichte zugekehrt, die andere, die Schattenfläche producirt allein Wurzelhaare und Geschlechtsorgane. — Die Wurzelhaare sind einfache nicht gegliederte Schläuche, welche als Ausstülpungen der Rand- oder Flächenzellen entstehend, an der Spitze fortwachsen und an ihren älteren Wandungen sich bräunen; bei den Hymenophyllaceen sind sie kurz, am Ende gelappte Haftscheiben bildend oder sich verzweigend, bei den anderen meist lange Schläuche.

Die Prothallien zeigen eine Hinneigung zum Diöcismus, die sich auch darin ausspricht, dass zuweilen ganze Aussaaten nur Antheridien tragende Prothallien hervorbringen (wie bei Osmunda regalis), während in anderen Fällen die Archegonien später und spärlicher erscheinen, um von den Antheridien jüngerer Prothallien befruchtet zu werden.

Die Antheridien sind ihrem morphologischen Verhalten nach Trichome; sie entstehen ähnlich den Wurzelhaaren als Auswüchse der Randzellen oder äusserlichen Flächenzellen des Prothalliums, bei den Hymenophyllaceen sogar auch an den protonematischen Fäden. Die Ausstülpung wird von der Mutterzelle meist durch eine Querwand abgetrennt und schwillt sofort oder nach Bildung einer Stielzelle kugelig an; in manchen Fällen können die Spermatozoidzellen in dieser Kugelzelle sofort entstehen, gewöhnlich aber bei den Polypodiaceen erfährt

dieselbe erst noch weitere Theilungen, durch welche das Antheridium eine nur aus einer Zellschicht bestehende Wandung erhält, deren Zellen an der Innenwand Chlorophyllkörner bilden, während die Centralzelle des Antheridiums (wahrscheinlich) durch weitere Theilungen die Mutterzellen der Spermatozoiden liefert, die nicht sehr zahlreich sind. Die Entleerung des reifen Antheridiums erfolgt bei Adianthum capillus veneris durch rasche Wasseraufnahme in die Wandungszellen, die stark aufschwellend den Inhalt drücken, wodurch die Antheridienwandung am Scheitel zerreisst; dort treten die Spermatozoiden als Bläschen hervor, aus deren jedem sich ein drei bis viermal korkzieherartig gewundenes Spermatozoid freimacht; das feinere Vorderende ist mit zahlreichen Cilien besetzt, das dickere Hinterende schleppt oft ein mit farblosen Körnchen versehene Bläschen nach, das indessen nicht selten abfällt und ruhig liegen bleibt, während der Faden allein davoneilt. — Die Entwickelung der Spermatozoiden, sowie ihr Bau im fertigen Zustande, zumal das Verhalten zu der erwähnten Blase bedarf erneuter Untersuchungen.

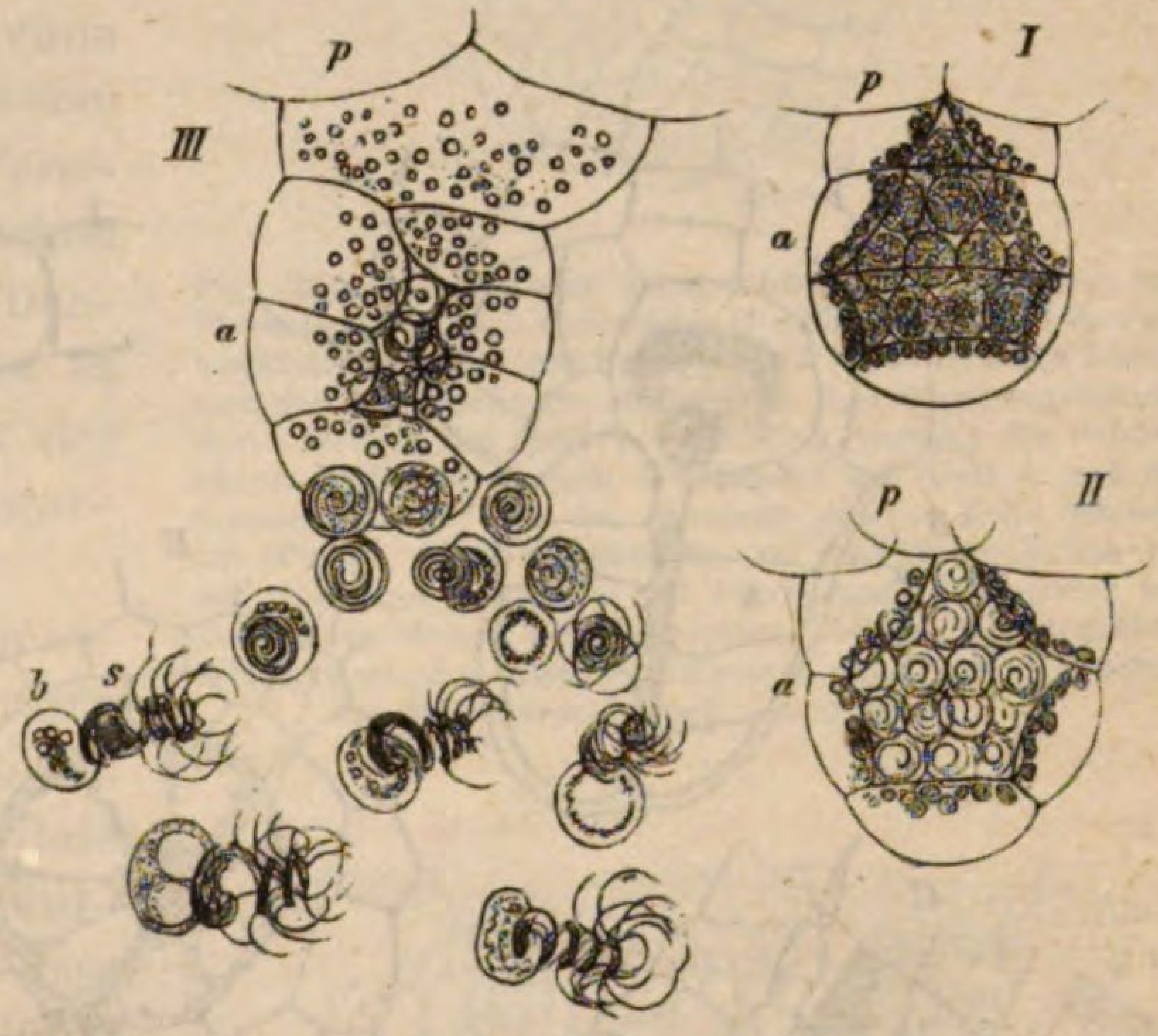


Fig. 242. Antheridien von Adianthum capillus veneris (550), im optischen Längsschnitt gesehen. *I* noch unreif, *II* die Spermatozoiden schon fertig ausgebildet; *III* geplatztes Antheridium, die Wandungszellen in radialer Richtung stark aufgeschwollen, die Spermatozoiden zumeist ausgetreten. — *p* Prothallium, *a* Antheridium, *s* Spermatozoid, *b* dessen Blase.

D a s A r c h e g o n i u m der Polypodiaceen (bei anderen Farnen ist darüber wenig bekannt) entsteht nach Hofmeister aus e i n e r äusseren Flächenzelle des Prothalliums, die sich zunächst nur schwach hervorwölbt und durch eine der Oberfläche parallele Wandung getheilt wird; die innere der so entstandenen Zellen wird zur Centralzelle des Archegoniums, die äussere erzeugt durch weitere Theilungen den Hals, der im fertigen Zustande aus vier kurzen, in der Axe zusammenstossenden Zellreihen besteht[1]. Durch Theilungen der die Centralzelle umgebenden Gewebezellen des Prothalliums wird eine Zellenlage gebildet, die man allenfalls mit der Bauchwand des Muscineen-Archegoniums vergleichen kann; bei den Farnen ist aber, wie leicht zu ersehen, der ganze Bauchtheil des Archegoniums von Anfang an dem Gewebe des Prothalliums eingesenkt; nur der Hals ist ein wirklich oberflächliches Gebilde. — Das Archegonium wird empfängnissfähig, indem die vier Zellreihen des Halses mit den axilen Kanten auseinanderweichend einen auf die Centralzelle hinführenden Canal bilden, wobei eine schon vorher gebildete Schleimmasse austritt; die Herkunft dieser letzteren ist noch problematisch und im Hinblick auf die bei Salvinia von Pringsheim aufgefundenen Verhältnisse erneuter Untersuchungen werth. Schon lange vor der Be-

1) Zuweilen scheint noch eine axile Reihe vorhanden zu sein.

fruchtung entsteht nach Hofmeister in der Centralzelle um einen neuen Kern durch freie Zellbildung eine nackte Primordialzelle, »das Keimbläschen«, nach unserer Nomenclatur die Eizelle, ein Verhältniss, das zu beobachten mir bisher nicht gelingen wollte; die Fig. 243 würde auf andere Vorgänge hinweisen. Indessen sind meine Beobachtungen nicht zahlreich genug, um hier einen Widerspruch zu rechtfertigen (man vergl. jedoch die Rhizocarpeen). Bei der Empfängniss ist nach Hofmeister die Centralzelle am Halsgrunde offen, wie das von ihm

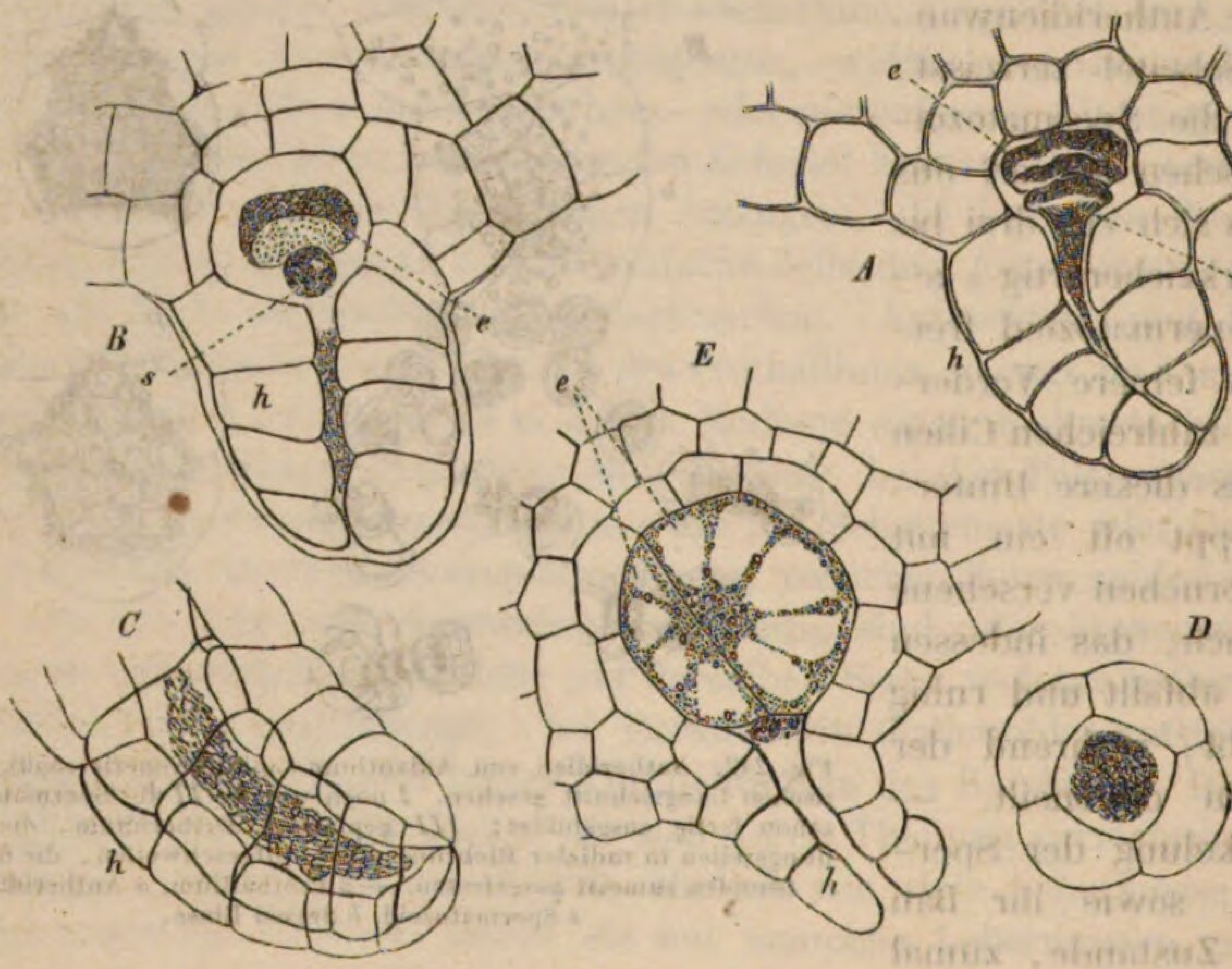


Fig. 243. Archegonien von Adianthum capillus veneris (800); *A*, *B*, *C*, *E* im optischen Längsschnitt, *D* im optischen Querschnitt; *A*, *B*, *C* vor, *E* nach der Befruchtung. — *h* Hals des Archegonium, *sl* Schleimmassen; *e* die Centralzelle oder Eizelle; *e* bei *E* der zweizellige Embryo. Nach eintägigem Liegen in Glycerin.

öfter beobachtete Eindringen von Spermatozoiden, die innerhalb derselben die Eizelle umspielen, beweist. Nach der Befruchtung schliesst sich der Halscanal, das befruchtete sich nun mit einer Zellhaut umgebende Ei wächst heran und erfüllt alsbald den Innenraum des Archegoniumbauches.

2) Die zweite Generation, das Farnkraut entwickelt sich aus der befruchteten Eizelle des Archegoniums; anfangs hält das umgebende Gewebe des Prothalliums mit der Vergrösserung des Embryos gleichen Schritt, dieser bleibt längere Zeit in einer auf der Unterfläche vorspringenden Protuberanz eingeschlossen, bis das erste Blatt und die erste Wurzel hervorbrechen. Die ersten Theilungsvorgänge am Embryo sind nach Hofmeister's Angaben für Pteris aquilina und Aspidium filix mas nicht ganz gleichartig bei verschiedenen Farnen. Gewiss ist, dass die erste Theilungswand der Eizelle zur Längsaxe des Prothalliums quergestellt und zu dieser schief geneigt ist; wie Fig. 243 *E* zeigt, ist ihre Neigung der des Archegonienhalses gleichsinnig; es ist ferner gewiss, dass jede der beiden Theilzellen alsbald noch einmal getheilt wird, so dass der Embryo nun aus vier wie Kugelquadranten gelagerten Zellen besteht, die durch einen

Längsschnitt gleichzeitig halbirt werden; in der nebenstehenden Fig. 244 sind diese ersten Theilungen durch dickere Striche angedeutet, wobei der Embryo im Längsschnitt gesehen ist. Die Figurenerklärung zeigt die Deutung, die Hofmeister den vier ersten Zellen des Embryos von Pteris aquilina giebt, die der Leser einstweilen mit den entsprechenden Vorgängen bei Salvinia und Marsilia vergleichen mag, wobei nicht zu übersehen ist, dass der Farnembryo so zu sagen auf dem Rücken liegt. Ohne hier auf weitläufige Darlegungen eingehen zu können, ist es doch nöthig, auf die Aehnlichkeit des Farnembryos mit dem der Rhizocarpeen hinzuweisen.

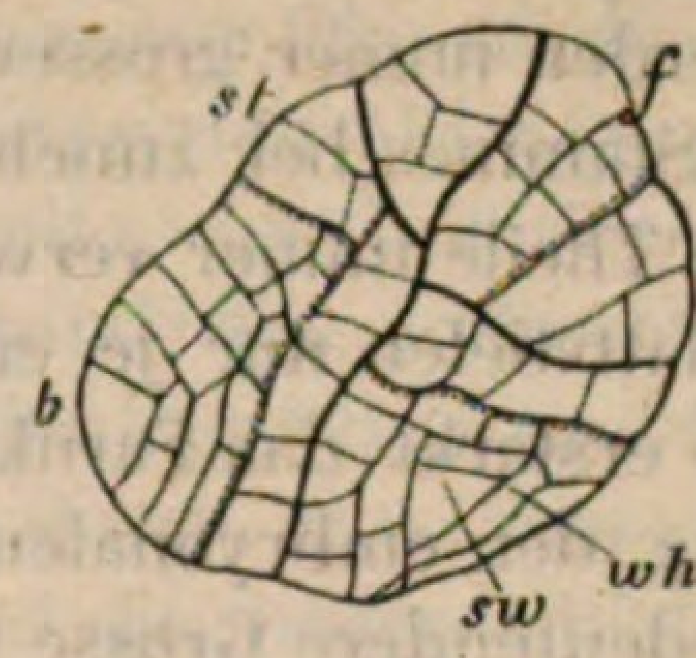


Fig. 244. Senkrechter Längsschnitt des Embryos von Pteris aquilina nach Hofmeister (Entwickelung und Bau der Vegetationsorgane der Farne p. 607); die dickeren Linien sind die Durchschnitte der ersten drei Theilungswände, durch welche der Embryo vierzellig wurde; die vordere untere Zelle bildet nach Hofmeister das Blatt *b* und die Stammspitze *st*; aus der hinteren unteren Zelle entsteht die Wurzel, deren Scheitelzelle *sw* und Wurzelhaube *wh* ist; der Fuss *f* entsteht bei Pteris nach Hofmeister aus den beiden oberen der vier ersten Zellen. Bei Aspidium filix mas würden diese Verhältnisse nach ihm von denen der Rhizocarpeen noch weiter abweichen.

Sehen wir einstweilen ab von etwaigen Zweifeln an der Bedeutung jeder einzelnen der ersten vier Zellen des Embryos, so ist es gewiss, dass eine hintere untere derselben zur Mutterzelle der ersten Wurzel wird, dass eine vordere untere (das Prothallium horizontal gedacht) zur Mutterzelle des ersten Blattes wird, dass unmittelbar vor und über der Blattbasis die Scheitelzelle des Stammes liegt und dass der obere Theil des Embryos, zwischen Stammscheitel und Wurzelbasis zu einem besonderen Organe, dem Fuss, sich umbildet, durch den der Embryo dem Gewebe des Prothalliums sich anheftet, um ihm Nahrung zu entziehen, während die ersten Wurzeln und Blätter nach aussen treten; dieser Fuss oder Saugapparat, den ich für ein seitliches Gebilde halte, wird von Hofmeister als die erste Wachsthumsaxe, als Hauptaxe des Farnkrautes bezeichnet, an welcher die blättertragende Axe als Seitenspross hervortrete; auch hier glaube ich indessen den Ansichten des berühmten Morphologen gegenüber die Analogie mit den von Pringsheim an Salvinia dargelegten Verhältnissen festhalten zu müssen und verweise auf die bei den

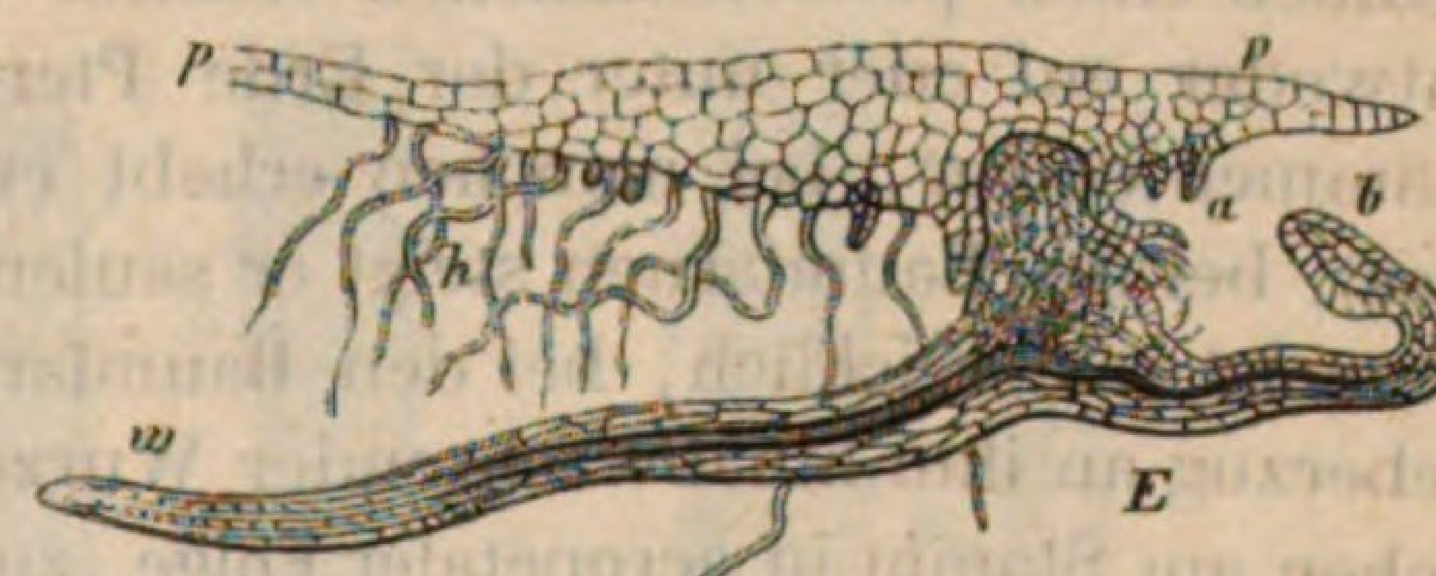


Fig. 245. Adianthum Capillus Veneris, senkrechter Längsschnitt durch das Prothallium *p p* und das junge Farnkraut *E*; *h* Wurzelhaare, *a* Archegonien des Prothalliums, *b* das erste Blatt, *w* die erste Wurzel des Embryos (etwa 10mal vergr.).



Fig. 246. Adianthum Capillus Veneris. Das von unten gesehene Prothallium *p p* mit dem an ihm festsitzenden jungen Farnkraute, dessen erstes Blatt *b*, dessen erste und zweite Wurzel *w'*, *w''*; *h* Wurzelhaare des Prothalliums (etwa 3mal vergr.).

Rhizocarpeen gegebenen Darstellung der Orientirung des Embryos im Archegonium.

Die ersten Stammstücke, Wurzeln und Blätter, die sich nur nach und nach aus dem Embryo entwickeln, sind sehr klein und bleiben es, die später hervortretenden werden immer grösser, die Form der Blätter wird immer complicirter, der Bau des Stammes bei zunehmender Dicke der neuen durch Längenzuwachs entstehenden Theile immer verwickelter; die ersten Stammtheile enthalten gleich den ersten Blattstielen nur je einen axilen Fibrovasalstrang, die späteren deren mehrere. So erstarkt das Farnkraut nach und nach, nicht durch nachträgliche Vergrösserung der embryonalen Theile, sondern dadurch, dass jeder folgende Theil eine bedeutendere Grösse und Ausbildung als die vorhergehenden erreicht, bis endlich eine Art stationären Zustandes erreicht wird, wo die neu hinzukommenden Organe den vorhergehenden ungefähr gleichartig sind; die folgenden Betrachtungen beziehen sich vorzugsweise auf diesen »erwachsenen« Zustand unserer Pflanzen.

Das erwachsene Farnkraut ist bei manchen Hymenophyllaceen ein kleines zartes Pflänzchen, welches die Dimensionen grosser Muscineen nicht beträchtlich übersteigt; bei den übrigen Abtheilungen sind die vollwüchsigen Exemplare meist stattliche Staudengewächse, manche Arten der Tropen und südlichen Hemisphäre nehmen einen palmenähnlichen Habitus an (Baumfarne). — Der Stamm kriecht entweder auf oder unter der Erde (Pteris aquilina), oder klettert an Felsen und Stämmen empor, bei manchen erhebt er sich schief aufstrebend (Aspidium filix mas), bei den Baumfarnen steigt er säulenartig senkrecht empor; die Bewurzelung ist meist sehr reichlich, bei den Baumfarnen wird der Stamm von einem dichten Ueberzug an ihm hinabwachsender Wurzeln oft ganz bedeckt; die Wurzeln entstehen am Stamm in acropetaler Folge, zuweilen dicht hinter dem fortwachsenden Stammscheitel (Pteris aquilina); wenn die Internodien sehr kurz bleiben und der Stamm ganz mit Blattbasen bedeckt ist, so entstehen die Wurzeln, wie bei Aspidium filix mas, aus den Blattstielen. Bei vielen Hymenophyllaceen, denen echte Wurzeln fehlen, nehmen Stammzweige eine wurzelähnliche Bildung an. — Die Blätter sind bei kriechenden und kletternden Formen durch deutliche oder selbst sehr lange Internodien getrennt, bei dicken, aufstrebenden und senkrechten Stämmen sind die Internodien meist unentwickelt und die Blätter so dicht gestellt, dass keine freie Stammfläche übrig bleibt. — Die Blätter der Farne sind allgemein ausgezeichnet durch die eingerollte Knospenlage; der Mittelnerv und die Seitennerven sind von hinten nach vorn eingekrümmt, erst mit dem letzten Wachsthum rollen sie sich auseinander. Die Blattformen gehören zu den vollkommensten des Pflanzenreichs. Sie zeigen eine enorme Mannigfaltigkeit des Gesammtumrisses, gewöhnlich ist die Lamina vielfach gelappt, verzweigt, gefiedert. Sie sind im Verhältniss zum Stamm und den dünnen Wurzeln meist sehr gross und erreichen zuweilen ausserordentliche Dimensionen, Längen von 10—20 Fuss (Pteris aquilina, Angiopteris); sie sind immer gestielt und wachsen lange Zeit am Ende fort, der Stiel und die unteren Laminatheile sind oft schon völlig entfaltet, wenn die Spitze noch fortwächst (Nephrolepis), nicht selten ist dieses Wachsthum der Blattspitze ein periodisch unterbrochenes (s. unten); bei Lygodium wird der Blattstiel oder die Mittelrippe sogar einem schlingenden, lange Zeit fortwachsenden Stengel ähnlich, an welchem die Blattfiedern wie Blätter erscheinen. — Die Metamorphose der Blätter

ist jedoch eine unbedeutende, an derselben Pflanze wiederholen sich immer dieselben (Blattformen, meist Laubblätter; schuppenförmige Blätter finden sich an unterirdischen Ausläufern (Struthiopteris germanica), und in vielen Fällen nehmen die fertilen Blätter (die mit Sporangien besetzten) besondere Formen an; so enorme Abweichungen in der Ausbildung der Blätter einer Pflanze, wie bei den meisten Phanerogamen kommen nicht vor; doch ist Platycerium alcicorne zu erwähnen, wo die Laubblätter periodisch wechselnd als breite, der Unterlage angedrückte Scheiben und als lange dichotomisch verzweigte bandartige aufrechte Blätter sich ausbilden. — Unter den verschiedenen Haargebilden der Farne sind besonders die sogen. Spreuhaare oder Spreublätter auffallend durch ihre grosse Zahl und oft blattähnlich flächenförmige Ausbildung; meist sind die jüngeren Blätter von ihnen ganz bedeckt und verhüllt.

Nach dieser vorläufigen Orientirung wenden wir uns nun zur Betrachtung des Wachsthums der einzelnen Glieder.

Das fortwachsende Stammende eilt zuweilen dem Anheftungspunct der jüngsten Blätter weit voraus und erscheint dann nackt, wie bei Pteris aquilina, wo es bei alten Pflanzen (nach Hofmeister) oft um mehrere Zoll Länge blattlos fortwächst; bei vielen Hymenophyllaceen hat man nach Mettenius derartige blattlose Verlängerungen von Stammaxen für Wurzeln gehalten. In anderen Fällen

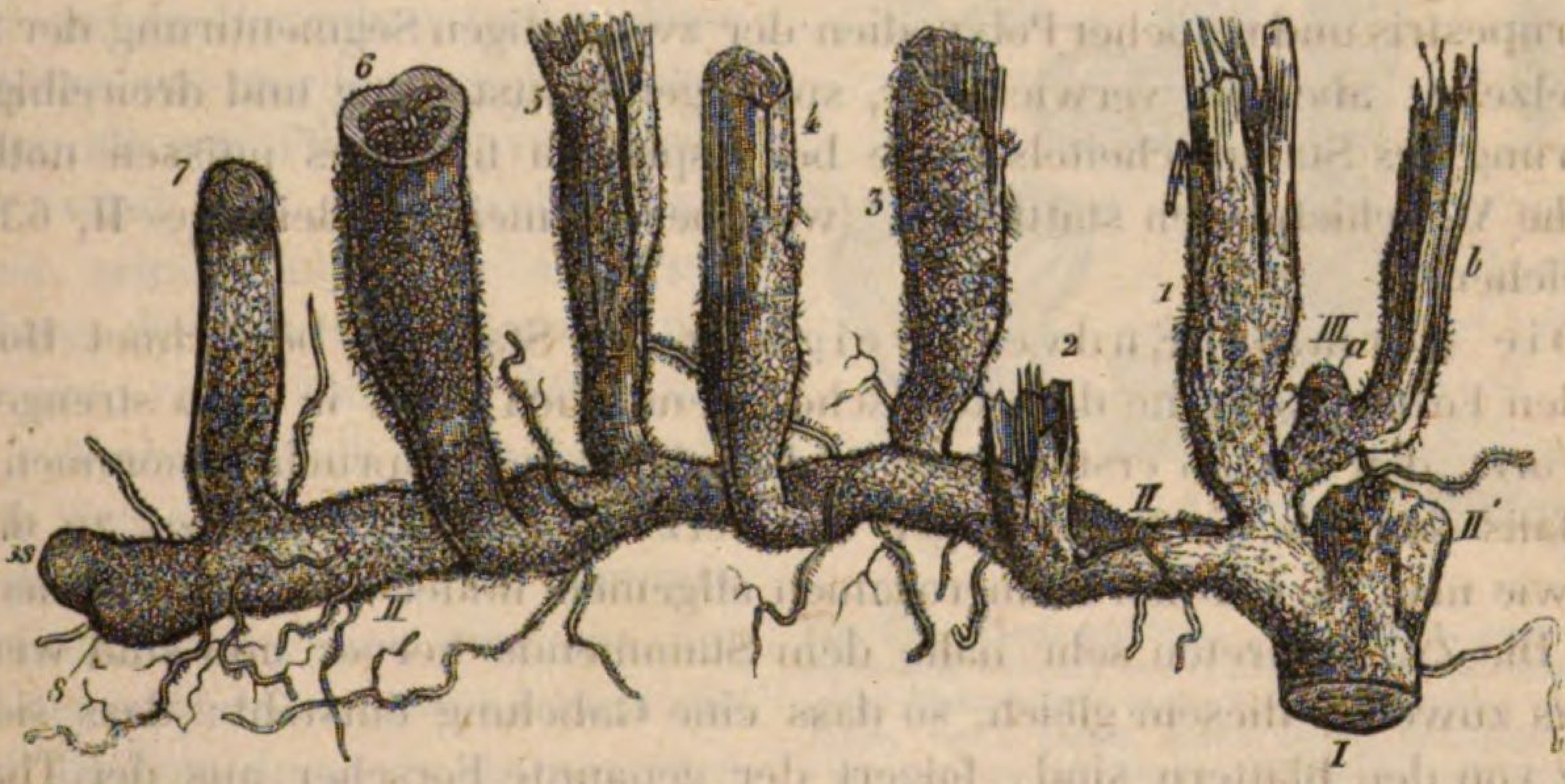


Fig. 247. Pteris aquilina, ein Theil des unterirdischen Stammes mit Blättern und Blattstielbasen in 1/2 der natürl. Grösse. — *I* älteres Stammstück, es trägt die beiden Gabeläste *II* und *II'*; *ss* der Scheitel des schwächeren Gabelastes *II*, neben ihm die jüngste Blattanlage *s*; — 1—7 die Blätter dieses Gabelastes, deren je eines in einem Jahr sich ausbildet; 1—5 die Blätter früherer Jahre, bis auf einige Entfernung vom Stamm bereits abgestorben, 6 das diessjährige Blatt mit entfalteter Lamina, der Stiel abgeschnitten; 7 das junge Blatt für's nächste Jahr, am Scheitel des Stiels ist die noch sehr kleine Lamina durch Haare ganz umhüllt. — Der Blattstiel 1 trägt eine Knospe *III a*, die ein bereits abgestorbenes Blatt *b* entwickelt hat und dann in Ruhe übergegangen ist. — Die dünneren Fäden sind Wurzeln. — Alle in der Figur sichtbaren Theile sind unterirdisch.

dagegen ist das Längenwachsthum des Stammes viel langsamer, sein Ende bleibt in einer Blattknospe verborgen. Der Stamm endigt häufig mit flachem Scheitel, zuweilen, wie bei Pteris, ist dieser sogar einer trichterförmigen Erhebung des älteren Gewebes eingesenkt (Fig. 248 *E*). Der Stammscheitel wird immer von einer deutlich unterscheidbaren Scheitelzelle eingenommen, die sich entweder durch alternirend geneigte Wände theilt und dann in der Ansicht von oben dem Querschnitt einer biconvexen Linse gleicht, oder sie ist dreiseitig pyramidal, mit convexer Vorderfläche und drei ebenen Seitenflächen, die sich hinten

schneiden. Die Umrisse der Segmente, die natürlich im ersten Fall zweireihig, im anderen dreireihig angelegt werden, verschwinden bald unter dem Einfluss zahlreicher Zelltheilungen und der Verzerrungen, welche das Wachsthum der den Scheitel umgebenden Gewebemassen und Blattstiele bewirken. — Zweischneidig keilförmig ist z. B. die Scheitelzelle bei Pteris aquilina (wo die Segmente am horizontalen Stamme eine rechte und eine linke Reihe bilden; die Schneiden der Scheitelzelle sind nach oben und unten gekehrt), ferner nach Hofmeister bei Niphobolus chinensis, rupestris, Polypodium aureum, punctulatum, Platycerium alcicorne; bei Polypodium vulgare ist sie nach ihm bald zweischneidig, bald dreiseitig pyramidal; die letztgenannte Form hat sie bei Aspidium filix mas, Marattia cicutaefolia u. a.

Die weiteren genetischen Beziehungen der Segmente der Stammscheitelzelle zur Anlage der Blätter und zum Aufbau des Stammgewebes selbst sind noch wenig im Einzelnen bekannt. Nicht zweifelhaft ist es, dass jedes Blatt nur einem einzelnen Segment seine Entstehung verdankt und dass die betreffende Segmentzelle schon frühzeitig zur Blattbildung verwendet wird; es scheint aber zweifelhaft, ob jedes Segment und wenn nicht, das wievielte Segment jedesmal ein Blatt bildet.

Die Blattstellung entspricht zuweilen der geradreihigen Anlage der Segmente des Stammes: so die zweizeilige Stellung der Blätter von Pteris aquilina, Niphobolus rupestris und mancher Polypodien der zweizeiligen Segmentirung der Stammscheitelzelle; aber bei verwickelter, spiraliger Blattstellung und dreireihiger Segmentirung des Stammscheitels, wie bei Aspidium filix mas müssen nothwendig seitliche Verschiebungen stattfinden (worüber Hofmeister »Beiträge« II, 638 ff. zu vergleichen).

D i e n o r m a l e E n d v e r z w e i g u n g des Stammes bezeichnet Hofmeister bei allen Formen als eine dichotomische, wenn auch nicht in dem strengen Sinne des Worts, den wir im ersten Buch p. 151 dafür in Anspruch genommen haben. Jedenfalls scheinen die Beziehungen der Verzweigung des Stammes zu den Blättern, wie man sie bei den Phanerogamen allgemein findet, hier nicht vorhanden zu sein. Die Zweige treten sehr nahe dem Stammende hervor und sind wenigstens anfangs zuweilen diesem gleich, so dass eine Gabelung entsteht; dass sie unabhängig von den Blättern sind, folgert der genannte Forscher aus der Thatsache, dass die oft mehrere Zoll langen blattlosen Stammenden von Pteris aquilina sich regelmässig gabeln; diese Gabelzweige sind hier und in vielen anderen Fällen nicht axillär, und wo sie bei anderen Farnen axillär erscheinen, da lässt sich mit Hofmeister annehmen, dass die Gabelung unmittelbar vor einem jüngsten Blatt stattgefunden hat und dass der vor dem Blatte stehende Gabelzweig sich weniger entwickelte, während der andere (den Hauptstamm fortsetzend) kräftiger ausgebildet wurde; es würde sich also, mit anderen Worten, die scheinbar axilläre Verzweigung mancher Farne als eine Folge der sympodialen Ausbildung dichotomischer Verzweigungen, die in der Insertionsebene der Blätter stattfinden, auffassen lassen. Aber die Verzweigung am Ende des Stammes braucht auch nicht in derselben Ebene mit der Insertion des nächstvorhergehenden Blattes einzutreten; alsdann steht der Zweig seitlich neben dem Blatt am Stamme; dahin würde die extraaxilläre Zweigbildung der Hymenophyllaceen mit zweireihigen Blättern (nach der Beschreibung von Mettenius) gehören. — Was die Farne von den axillär verzweigten Phanero-

gamen, zumal den Angiospermen, unterscheidet, ist die relative Seltenheit der Endverzweigungen; während bei diesen jede Blattaxel wenigstens in der vegetativen Region einen Seitenspross trägt, finden sich auch die scheinbar axillären Zweige der Farne meist nur in grösseren Entfernungen, mit Uebergehung oft zahlreicher zwischenliegender Blätter; es erinnert dies einerseits an die Verzweigung der blättertragenden Moose, andererseits an die der Lycopodiaceen. Bei manchen Farnen, wie Aspidium filix mas und den Baumfarnen ist die Endverzweigung des Stammes auf ein Minimum reducirt, sie findet gar nicht oder nur in abnormen Fällen statt.

Von der normalen Endverzweigung des Stammes ist zu unterscheiden die Bildung seitlicher Sprosse aus Blattstielbasen, die mit dem Stamme selbst genetisch nichts zu thun hat und eher mit der Bildung der Adventivsprosse aus der Lamina vieler Farne verglichen werden darf (s. unten).

Das Wachsthum des einzelnen Blattes ist bei den beobachteten Arten überall ein streng basifugales Spitzenwachsthum, dem die weitere Ausbildung in basifugaler Richtung folgt; zuerst wird der Stiel angelegt, am Scheitel desselben beginnt die Lamina erst später sich zu zeigen, ihre untersten Theile werden zuerst, ihre höheren der Reihenfolge nach basifugal angelegt. Die beobachteten Arten sind nicht zahlreich, aber bei einigen derselben treten diese Verhältnisse ausserordentlich klar hervor. Bei älteren Pflanzen von Pteris aquilina wird das Blatt volle zwei Jahre vor seiner Entfaltung angelegt; im Anfang des zweiten Jahres ist nur erst der etwa einen Zoll hohe Stiel vorhanden, der bisher mit einer Scheitelzelle (die sich durch alternirend schiefe Wände theilt) fortwuchs; im Sommer des zweiten Jahres erst entsteht am Scheitel dieses stabförmigen Körpers die Lamina, die man dann als ein winziges Plättchen unter den langen Haaren verborgen findet; sie biegt mit ihrer Spitze sofort abwärts, und hängt wie eine Schürze von dem Scheitel des Stiels herab (Fig. 248, *B*, *C*, *D*); sie wächst nun unterirdisch soweit heran, dass sie im dritten Frühjahr, wenn sie durch die Streckung des Stiels über den Boden erhoben wird, sich nur zu entfalten braucht; die junge (in Fig. 248 *D* dargestellte) Lamina zeigt, dass ihr mittlerer Theil wie ein Hauptspross am Ende fortwächst und seitliche Laminarzweige in basifugaler Richtung bildet, die, wie Hofmeister angiebt, durch Dichotomie entstehen; jeder Zweig der Lamina wächst wieder ebenso an seinem Scheitel fort und bildet secundäre Auszweigungen. — Auch die sämmtlichen Blätter einer Rosette von Aspidium filix mas sind (nach Hofmeister) schon zwei Jahre vor ihrer Entfaltung angelegt;

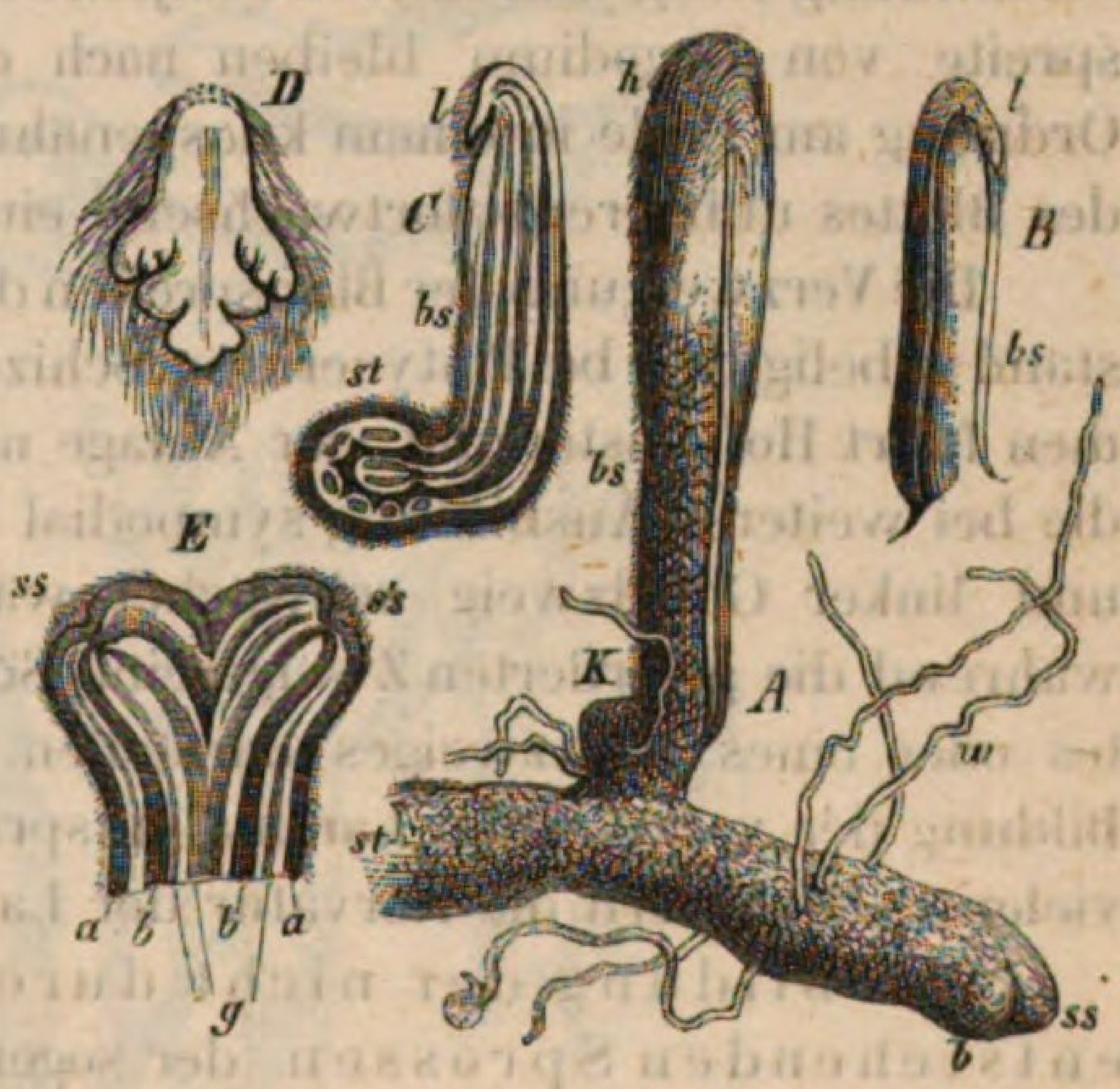


Fig. 248. Pteris aquilina: *A* das Ende eines Stammes *st*, dessen Scheitel bei *ss* liegt, neben diesem bei *b* eine junge Blattanlage; *bs* der Stiel eines Blattes im zweiten Jahre, bei *h* dessen durch Haare verhüllte Lamina; *k* eine Knospe am Rücken des Blattstiels; *w* Wurzeln. — *B* junges Blatt im zweiten Jahre, *bs* sein Stiel, *l* seine kleine Lamina von den Haaren befreit. — *C* Längsschnitt eines solchen Blattes mit dem Querschnitt des Stammes *st* zusammenhängend, *bs* und *l* wie bei *B*. — *D* die etwa 5mal vergr. Lamina eines Blattes im zweiten Jahre von vorn (d. h. von der Oberseite) gesehen; es sind die ersten Lacinien angelegt. — *E* der horizontale Längsschnitt einer Gabelung des Stammes: *ss ss'* die beiden Scheitel, *a a* braunes Hautgewebe, *b b* braunes Sclerenchym, *g* Fibrovasalstränge. (*A*, *B*, *C* in natürl. Gr.).

auch hier bildet sich im ersten Jahr der Blattstiel und an den ältesten Blättern der jungen Rosette die erste Anlage der Lamina.

Am Auffallendsten tritt aber das basifugale Spitzenwachsthum der Lamina der Farnblätter dann hervor, wenn es ohne einen bestimmten Abschluss zu erreichen lange Zeit stetig fortschreitet, während die unteren Theile der Lamina schon längst völlig entwickelt sind, wie bei Nephrolepis. Die schon oben erwähnte periodische Unterbrechung des Spitzenwachsthums der Lamina findet sich bei vielen Gleichenien und Mertensien, wo die Entwickelung der Blätter über dem ersten Fiederpaar (und zwar bei vielfacher Fiederung oft in mehreren Graden der Verzweigung wiederholt) stehen bleibt, so dass die Spitze, scheinbar eine Knospe in der Gabeltheilung bildend, entweder für immer unentwickelt zurückbleibt oder erst in einer folgenden Vegetationsperiode und dann auf dieselbe Weise wieder nur unvollständig sich entwickelt; es scheint sich diese absatzweise Entwickelung der Blätter auf viele Jahre hinaus erstrecken zu können (Braun: Verjüngung 123). Nach Mettenius ist die Spreite mancher Hymenophyllaceen einer unbegrenzten Fortbildung fähig und innovirt alljährlich; auch die primären Zweige der Blattspreite von Lygodium bleiben nach der Bildung von je zwei Fiedern zweiter Ordnung am Ende in einem knospenähnlichen Zustand, während die Mittelrippe des Blattes unbegrenzt fortwachsend einen schlingenden Stengel nachahmt.

Die Verzweigung der Blattspreiten der Farne ist nicht selten im entwickelten Zustand gabelig, wie bei Platycerium, Schizaea u. a.; aber auch die gefiederten Blattformen führt Hofmeister auf der Anlage nach dichotomische Verzweigungen zurück, die bei weiterer Ausbildung sympodial werden, indem abwechselnd ein rechter und linker Gabelzweig schwächer wächst und die seitlichen Lacinien bildet, während die geförderten Zweige eine Scheinaxe bildend, die Mittelrippe des Blattes oder eines Blattzweiges darstellen. Der angenommenen Dichotomie bei der Bildung der verzweigten Lamina entspricht vielleicht auch der Umstand, dass bei vielen Farnblättern die Nervatur der Lacinien eine wiederholt dichotomische ist.

Die Bildung der nicht durch Endverzweigung des Stammes entstehenden Sprossen (der sogen. Adventivknospen) ist bei den Farnen an die Blätter gebunden. Diese Knospen erscheinen auf dem Blattstiel oder auf der Lamina selbst. Die blattstielbürtigen Sprossen von Pteris aquilina (Fig. 248) stehen am Rücken einzelner Blattstiele, ziemlich tief unten und nahe ihrer Insertion; bei Aspidium filix mas (Fig. 249) entspringen sie ziemlich hoch über der Insertion meist an einer der seitlichen Kanten des Blattstiels; sie entstehen in beiden Fällen nach Hofmeister schon an dem noch sehr jungen Blattstiel vor der Anlage von dessen Lamina und vor der Differenzirung seiner Gewebe; eine einzige, oberflächliche Zelle des Blattstiels ist die Mutterzelle des neuen Sprosses; indem das umgebende Blattstielgewebe wallartig sie umwuchert, können sie bei Pteris in eine tiefe Einsenkung sich zurückziehen, wo sie zuweilen längere Zeit ruhen; der Blattstiel bleibt auch dann wenn das Blatt längst abgestorben ist, bis über die Knospe hinaus saftig und mit Nährstoffen erfüllt, und bei Aspidium filix mas findet man nicht selten kräftige Stämme mit zahlreichen Blättern an ihrem Hinterende noch verbunden mit dem Blattstiel eines älteren Stammes. In manchen Fällen, wie bei Struthiopteris germanica werden die blattstielbürtigen Knospen zu langen unterirdischen Ausläufern, die mit Schuppenblättern besetzt am Ende sich aufrichten und eine Laubblattkrone über dem Boden entfalten; bei Nephrolepis

undulata schwellen sie am Ende knollig an. — Seltener als aus den unteren Theilen des Blattstiels entspringen blattbildende Axen aus der Lamina; so z. B. in grosser Zahl mitten aus der Fläche der Lacinien bei Asplenium furcatum; bei Asplenium Bellangeri entstehen diese Knospen nach Hofmeister ebenfalls nicht im Inneren des Gewebes, sondern als oberflächliche Auswüchse.

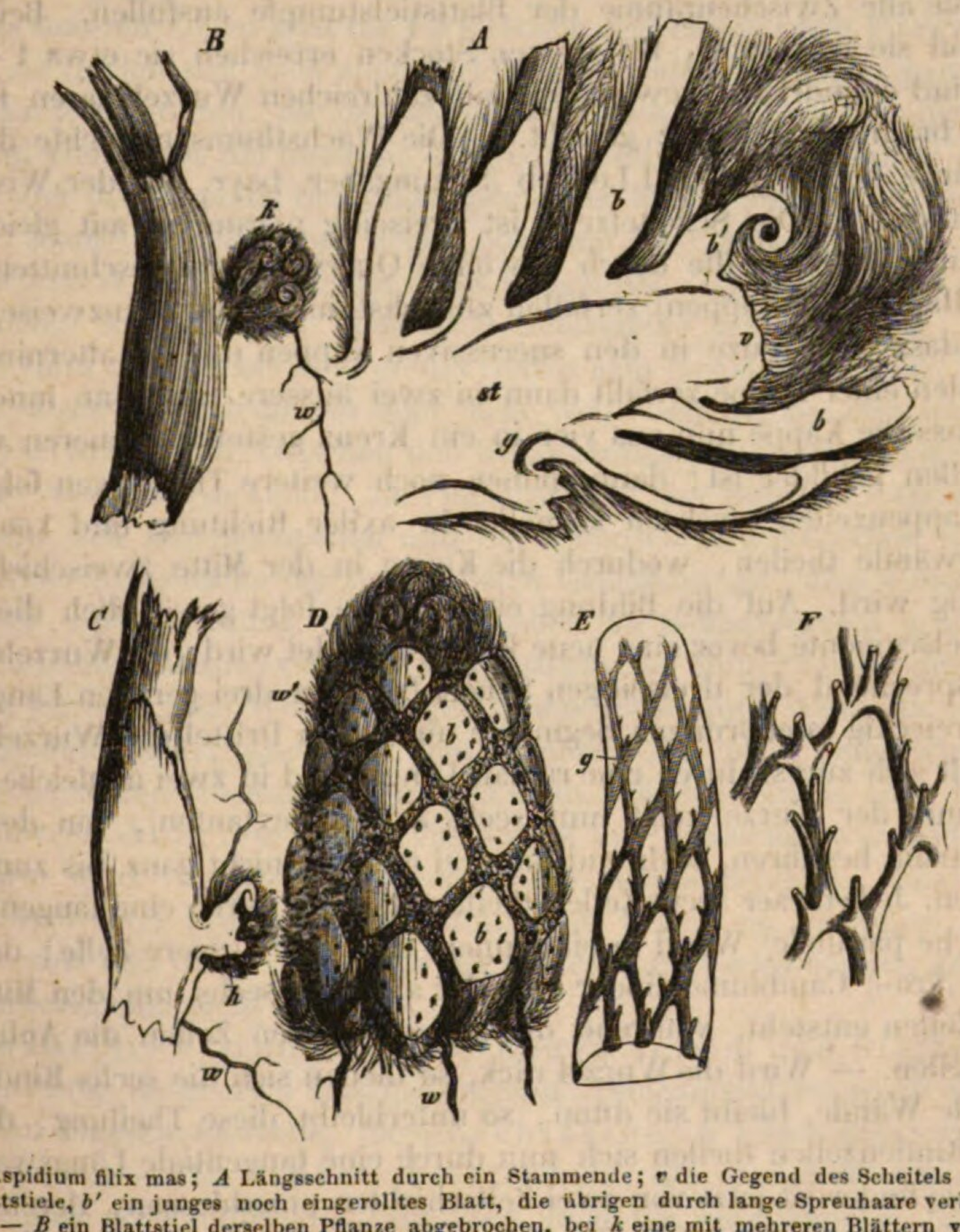


Fig. 249. Aspidium filix mas; *A* Längsschnitt durch ein Stammende; *v* die Gegend des Scheitels des Stammes *st*; *b b* die Blattstiele, *b'* ein junges noch eingerolltes Blatt, die übrigen durch lange Spreuhaare verhüllt; *g* Fibrovasalstränge. — *B* ein Blattstiel derselben Pflanze abgebrochen, bei *k* eine mit mehreren Blättern versehene Knospe tragend; *w* eine Wurzel dieser Knospe. — *C* ein ähnlicher Blattstiel längs durchschnitten, bei *w* eine Wurzel, bei *h* eine Knospe tragend. — *D* ein Stammende, dessen Blattstiele abgeschnitten sind (nur die jüngsten Blätter der Endknospe sind erhalten), um die Anordnung der Blätter zu zeigen; zwischen Stielen *b b* sind die Räume mit zahlreichen Wurzeln *w*, *w'* erfüllt, die sämmtlich aus den Stielen selbst entspringen. — *E* ein Stammende, dessen Rinde abgeschält ist, um das Netz von Fibrovasalsträngen *g* zu zeigen. — *F* eine Masche dieses Netzes wenig vergrössert; man sieht die Basalstücke der in die Blätter austretenden Stränge.

Die Wurzeln. Im Allgemeinen bildet der Stamm, in dem er fortwächst, auch in acropetaler Folge immer neue Wurzeln, die bei den kriechenden Arten, ihn sofort an der Unterlage befestigen; bei Pteris aquilina erscheinen die neuen Wurzeln dicht hinter dem Scheitel und hier wie bei Aspidium filix mas treten sie auch aus dem noch sehr jungen »Adventivknospen« der Blattstiele hervor. Es wurde auch oben schon erwähnt, dass bei der letztgenannten Pflanze, wenn im erwachsenen Zustand ihr Stamm mit Blattstielen völlig bedeckt ist, sämmtliche

Wurzeln aus diesen, nicht aus dem Stamme entspringen; bei manchen Baumfarnen ist zumal der untere Theil des aufrechten Stammes bis zu 1—2 Fuss Höhe von Wurzeln ganz bedeckt, die abwärts wachsend, gewissermaassen einem grossen Pinsel ähnlich, eine mehrere Zoll dicke Hülle bilden, bevor sie in die Erde eindringen, und so dem Stamm eine bis einen Fuss breite Basis geben, obgleich er selbst viel dünner ist; aber auch an den oberen Partien sind die Wurzeln zahlreich, wo sie alle Zwischenräume der Blattstielstumpfe ausfüllen. Bei kleinen Pflanzen sind sie sehr dünn, bei grossen Stöcken erreichen sie etwa 1 — 3 Mill. Dicke, sie sind cylindrisch, gewöhnlich mit zahlreichen Wurzelhaaren filzig bekleidet und braun bis schwarz gefärbt. — Die Wachsthumsgeschichte der Farnwurzeln wurde von Nägeli und Leitgeb (Sitzungsber. bayr. Ak. der Wiss. 1866. 15. Dec.) studirt.[1]) Die Scheitelzelle ist dreiseitig pyramidal mit gleichseitiger Basal-(Scheitel-)Fläche; die durch gewölbte Querwände abgeschnittenen Segmente der Haube (die Kappen) zerfallen zunächst in je vier kreuzweise gestellte Zellen, so dass die Kreuze in den successiven Kappen um 45° alterniren; jede der vier Zellen einer Kappe zerfällt dann in zwei äussere und eine innere (centrale), so dass die Kappe nun aus vier in ein Kreuz gestellten inneren und acht äusseren Zellen gebildet ist; dann können noch weitere Theilungen folgen; die mittleren Kappenzellen wachsen schneller in axiler Richtung und können sich durch Querwände theilen, wodurch die Kappe in der Mitte zweischichtig oder mehrschichtig wird. Auf die Bildung einer Kappe folgt gewöhnlich die Bildung dreier Wurzelsegmente bevor eine neue Kappe gebildet wird; die Wurzelsegmente liegen, entsprechend der dreiseitigen Scheitelzelle in drei geraden Längsreihen. Jedes der dreieckig tafelförmigen Segmente nimmt ein Drittel des Wurzelumfangs ein und theilt sich zuerst durch eine radiale Längswand in zwei ungleiche Hälften; der Querschnitt der Wurzel zeigt nun sechs Zellen (Sextanten), von denen drei sich im Centrum berühren, während die drei anderen nicht ganz bis zum Mittelpunct reichen. Jede dieser sechs Zellen theilt sich dann durch eine tangentiale (mit der Oberfläche parallele) Wand in eine innere und eine äussere Zelle; die innere gehört dem (Pro-) Cambiumcylinder an, der also aus sechs um den Mittelpunct gelagerten Zellen entsteht, während die sechs äusseren Zellen die Anlagen der Rinde darstellen. — Wird die Wurzel dick, so theilen sich die sechs Rindenzellen durch radiale Wände, bleibt sie dünn, so unterbleibt diese Theilung; die sechs oder zwölf Rindenzellen theilen sich nun durch eine tangentiale Längswand; der Procambiumcylinder ist jetzt von zwei Zellschichten umschlossen, deren äussere die Epidermis, deren innere (die Rinde Nägeli's) das Grundgewebe bildet. Meist bleibt die Epidermis einschichtig, indem sie sich blos durch Wände senkrecht auf der Oberfläche theilt; bei einigen Farnen aber, (Polypodium, Blechnum, Cystopteris) verdoppelt sich die Lage der Epidermiszellen. — Die Zellschichten zwischen Epidermis und Procambiumcylinder verdoppelt sich, es entsteht durch weitere Theilungen eine äussere und eine innere Rinde; bei den Farnen ist indessen meist kein Unterschied der beiden Schichten an der ausgewachsenen Wurzel wahrzunehmen, bei manchen aber besteht die innere Rinde aus dickwandigen, langen, die äussere aus dünnwandig kurzen Zellen.

1) Das Folgende gilt zunächst für die Polypodiaceen und in gleicher Weise zumeist für die Equiseten und Marsilien.

Der Fibrovasalstrang besteht anfangs, wie erwähnt, aus sechs Zellen im Querschnitt; sie zerfallen gleichzeitig durch eine tangentiale Wand in je eine äussere tafelförmige und eine innere Zelle. Aus den weiteren Theilungen der äusseren geht ein Gewebe hervor, welches Nägeli und Leitgeb als Pericambium bezeichnen und dessen Zellen in der ausgewachsenen Wurzel durch ihre dünnen Wände und ihren schleimig granulösen Inhalt sich auszeichnen, sie sind weit aber kurz; aus den sechs inneren Zellen geht die Fortsetzung des eigentlichen Fibrovasalstranges hervor; sie theilen sich nach allen Richtungen, wobei die Theilungen in centrifugaler Folge fortschreiten; die peripherischen Zellen sind nach beendigter Theilung bedeutend kleiner als die inneren. Die Gefässbildung beginnt mit je einem Gefäss an zwei oder drei Puncten des Umfangs auf der Innenseite des Procambiums, die einander diametral gegenüber liegen oder um 120° entfernt sind; sie schreitet entweder zuerst nach rechts und links (tangential) fort oder wendet sich sogleich nach innen, wodurch eine diametrale Gefässreihe gebildet wird. Bei dünnen Wurzeln kann es auch bei dem ersten Gefäss sein Bewenden haben; bei dickeren Wurzeln liegen im Centrum ein oder mehr weite Gefässe, die erst spät verholzen. Die peripherischen und zwischen den Gefässsträngen liegenden engen Zellen bilden, ihre Wände verdickend, die Phloëmschicht des Stranges. Die Farnwurzeln verzweigen sich nur monopodial und die Seitenwurzeln entstehen in acropetaler Folge auf der Aussenseite der primordialen Gefässstränge, also meist zweireihig, selten drei- oder vierreihig. Die Mutterzellen der Seitenwurzeln gehören der inneren Rinde an und sind von dem Gefässstrang der Mutterwurzel durch das Pericambium getrennt; die Wurzelanlagen treten schon auf, wenn die Gefässe noch nicht vorhanden sind, also nahe dem Scheitel. Adventive Seitenwurzeln (hinter schon vorhandenen entstehend) giebt es nicht. Die Mutterzelle einer Seitenwurzel bildet zunächst durch drei schiefe Theilungen ihre dreiseitige pyramidale Scheitelzelle, dann wird von dieser die erste Haubenkappe gebildet. Entstehen in der Seitenwurzel zwei Primordialgefässstränge so liegen sie bezüglich der Mutterwurzel rechts und links. Die Rinde der Mutterwurzel wird einfach durchbrochen, eine Wurzelscheide nicht gebildet.

Die Differenzirung der Gewebe in Stamm und Blättern erzeugt, wo die letzteren nicht etwa einschichtig sind (Hymenophyllaceen) die Epidermis oft mit einem Unterhautgewebe, die geschlossenen Fibrovasalstränge und das Grundgewebe. — Die Fibrovasalstränge, die in den Wurzeln immer als einzelne und axile auftreten, thun dies auch bei sehr dünnen, fadenförmigen Stämmen, wie denen der Hymenophyllaceen und in den jugendlichen Pflanzen robusterer Arten. Wenn die Stämme der letzteren und ihre Blattstiele erstarkend dicker werden, so tritt an die Stelle des axilen Stranges ein Netzwerk unter sich anastomosirender Stränge, welches in den typischen Fällen einen weitmaschigen Hohlcylinder darstellt, durch den das Grundgewebe des Stammes in eine äussere Rinden- und eine innere Markschicht zerfällt (Fig. 249 *A* und *E*); nicht selten aber treten ausserdem noch isolirt verlaufende Stränge auf; so bei Pteris aquilina zwei mächtige breite stammeigene innerhalb des Markes (*ig* Fig. 250 *A*), bei den Baumfarnen zahlreiche feine fadenförmige Stränge, im Mark zerstreut, die durch die Maschen der Hauptstränge in die Blattstiele eintreten. [1]) Die das erwähnte

1) Specielleres siehe bei Mettenius über Angiopteris in der Abh. der K. Sächs. Gesellsch. der Wiss. 1864. VI.

hohlcylindrische Netz bildenden Hauptstränge sind meist bandförmig, breit und bei den Baumfarnen häufig mit den Rändern nach aussen gekrümmt. Von diesen Rändern entspringen die dünneren, fadenförmigen Stränge, welche in den Blattstiel eintreten und um so zahlreicher sind, je dicker dieser ist; auch sie können seitlich zu verschieden geformten Platten verschmelzen (Pteris aquilina) oder einzeln neben einander hinlaufen. Der Blattstiel steht immer auf einer Maschenöffnung des Hohlcylinders der Hauptstränge. — Die im Stamm verlaufenden dicken

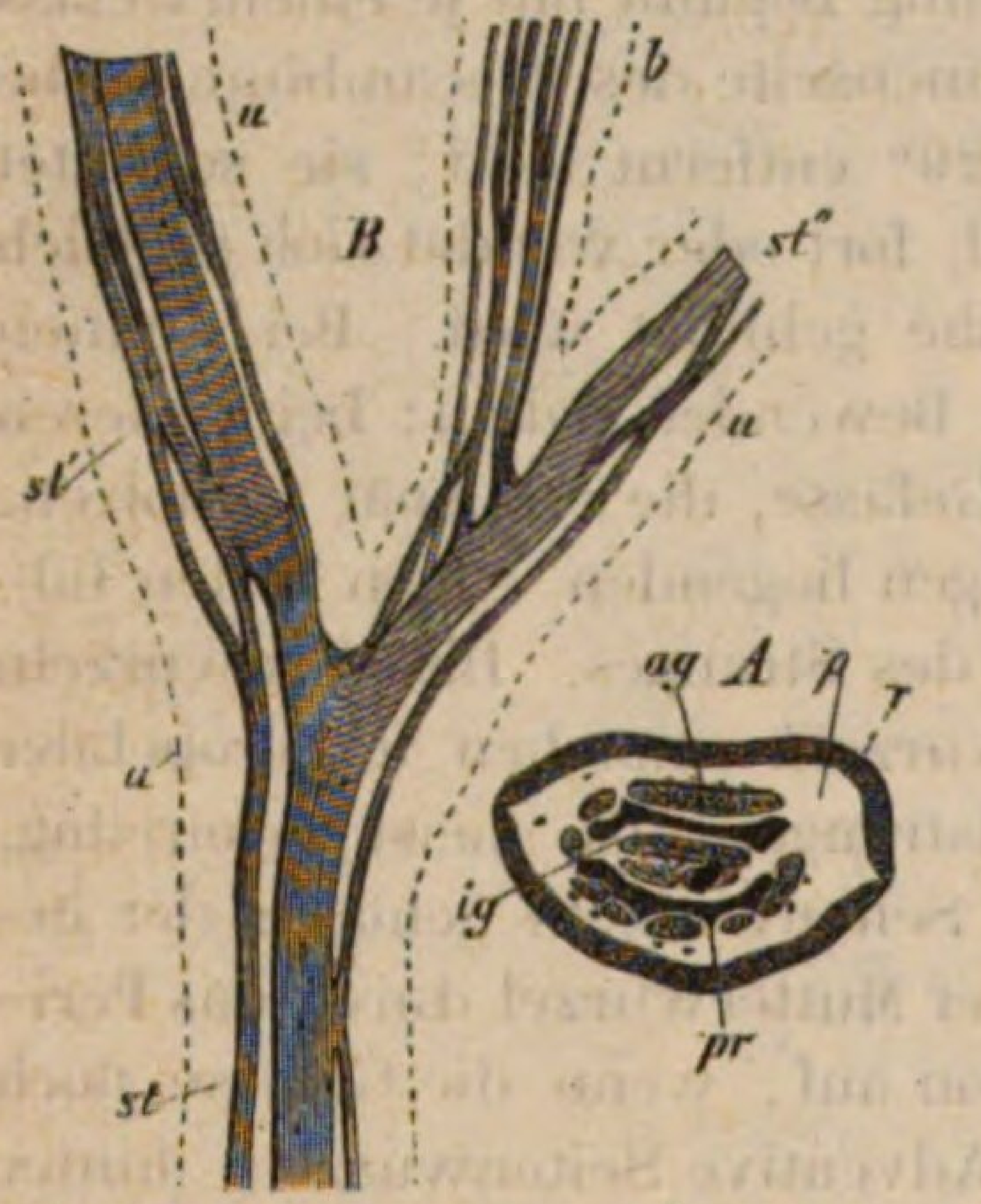


Fig. 250. Pteris aquilina; *A* Querschnitt des Stammes: *r* dessen braune Schale (Sclerenchymschicht unter der Epidermis); *p* farbloses weiches Parenchym des Grundgewebes; *pr* braune Sclerenchymschichten des Grundgewebes; *ig* innere Fibrovasalstränge; *og* oberer breiter Hauptstrang der äusseren Bündel. — *B* der frei präparirte obere Fibrovasalstrang des Stammes *st* und seiner Gabeläste *st'* und *st''*; *b* Stränge des Blattstiels; *u u* Umriss der Stammtheile (natürl. Gr.).

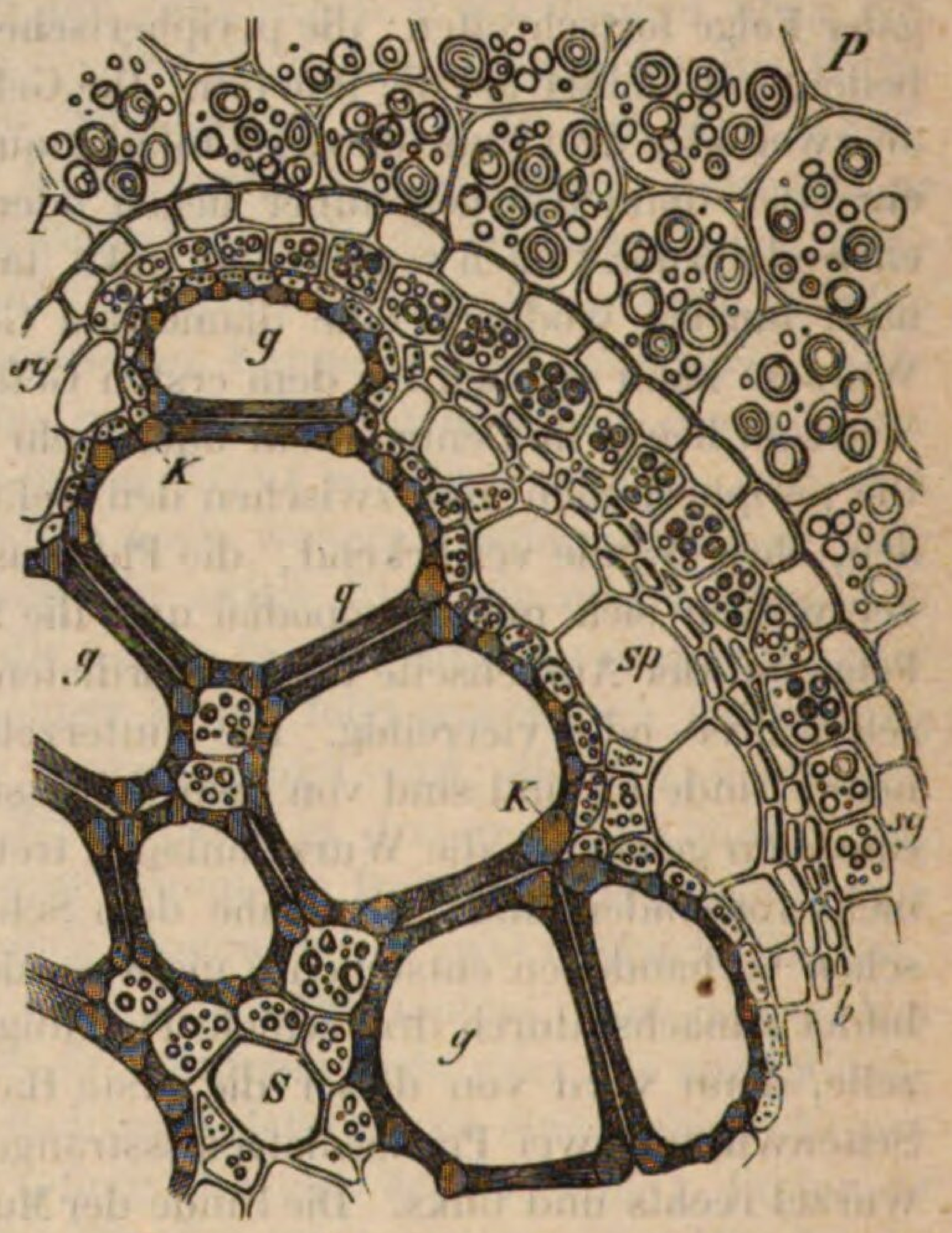


Fig. 251. Ein Viertel des Querschnitts eines Fibrovasalstranges im Stamm von Pteris aquilina mit dem benachbarten stärkeführenden Parenchym *P P*. — *sg* die Gefässbündelscheide; *b* die Bastschicht, *sp* die grossen Siebröhren; *g g* die weiten leiterförmig verdickten Gefässe; *S* ein Spiralgefäss, umgeben von stärkeführenden Zellen. (300).

Stränge scheinen sämmtlich stammeigene zu sein; bei Pteris aquilina fand Hofmeister, dass sie auch an den blattlosen weit vorgeschobenen Stammenden dieselbe Vertheilung wie an beblätterten Stammstücken zeigen, ein Beweis, dass jene nicht von den Blättern abhängt, wie bei den Phanerogamen; auch lässt sich das Ende der Stränge bis nahe zur Scheitelzelle des Stammes hin verfolgen, an Stellen, wo die nächsten Blattstiele noch keine Stranganlagen besitzen.

Die Fibrovasalstränge der Farne sind gleich denen aller Gefässkryptogamen geschlossene; sie bestehen aus einem Xylemkörper, der ringsum von einer Phloëmschicht eingehüllt ist. Neben einigen engen, in den Brennpuncten des ellipsoidischen Querschnitts liegenden Spiralgefässen, besteht das Xylem aus gehöft getüpfelten Gefässzellen, deren Tüpfel meist querliegenden Spalten gleichen (leiterförmige Gefässe) und deren Enden meist schief abgeschnitten, oder spindelförmig zugespitzt sind. Zwischen den Gefässen liegen enge, dünnwandige,

im Winter stärkeführende Zellen. Das Phloëm enthält neben den letztgenannten ähnlichen Zellen, weite Siebröhren oder Gitterzellen und an der Peripherie enge bastähnliche, dickwandige Fasern. Der ganze Strang ist meist von einer deutlichen Scheide von engeren Zellen (Gefässbündelscheide) umschlossen; die letzteren zeigen oft, nicht immer, ihre dem Strang zugewendeten Wände stark verdickt und dunkelrothbraun gefärbt.

Das Grundgewebe des Stammes und der Blattstiele besteht bei manchen Arten (Polypodium aureum, P. vulgare, Aspidium filix mas) ganz aus dünnwandigem Parenchym; bei anderen, wie Gleichenia, Pterisarten und Baumfarnen differenziren sich strangartige, band- oder fadenförmige Partien des Grundgewebes, deren Zellen sich stark verdicken, braunwandig, hart und prosenchymatisch werden; Mettenius bezeichnet sie treffend als Sclerenchym; im Stamm von Pteris aquilina Fig. 250 *A* ziehen zwei solcher dicker Sclerenchymbänder *pr* zwischen den inneren und äusseren Fibrovasalsträngen hin, feine Sclerenchymfäden erscheinen auf dem Querschnitt des farblosen Parenchyms als dunkle Puncte; in anderen Fällen, wie bei Polypodium vaccinifolium und den Baumfarnen bilden dunkele Sclerenchymschichten, deren Natur hier zuerst von Mohl richtig erkannt wurde, Scheiden um die Fibrovasalstränge. — Auch die äussere unter der Epidermis liegende Schicht des Grundgewebes dickerer Stämme und Blattstiele wird oft dunkelbraun und sclerenchymatisch, eine harte, feste Schale bildend; so z. B. wieder bei Pteris aquilina (Fig. 250 *A*, *r*) und den Baumfarnen. Um trotz dieses festen Panzers die Communication der äusseren Luft mit dem inneren, an assimilirten Stoffen reichen Parenchym zu erleichtern, ist diese harte Schale bei Pteris aquilina an den beiden Seitenlinien des Stammes unterbrochen, doch tritt das farblose Parenchym bis an die Oberfläche hervor; bei den Baumfarnen dagegen treten an den Blattkissen Gruben auf, wo das Sclerenchym durch lockeres, pulveriges Gewebe ersetzt ist (Mohl).

Als eine vereinzelte, histologische Eigenthümlichkeit ist hier nebenbei zu erwähnen, dass bei Aspidium filix mas im Grundgewebe des Stammes nach Schacht gestielte rundliche Drüsen vorkommen, die ich auch im grünen Parenchym der Blätter und an den Sporangienstielen derselben Pflanze (Fig. 253 *C*, *d*) aufgefunden habe.

Die Epidermis der Farnblätter enthält gewöhnlich Chlorophyll und ist oft durch die eigenthümliche, schon in der Gewebelehre erwähnte Entstehung der Spaltöffnungen ausgezeichnet. Unter ihren Haarbildungen sind besonders die sogen. Spreuhaare der Blätter auffallend; manche kriechende Stämme und Blattstiele (viele Hymenophyllaceen, Pteris aquilina) sind mit Wurzelhaaren besetzt. —

Die Sporangien der Farne sind ihrer morphologischen Bedeutung nach Haargebilde der Blätter; sie entstehen aus Epidermiszellen und bilden sitzende (?) oder gestielte Kapseln, deren Wand im reifen Zustand aus einer Zellenschicht besteht; häufig ist eine quer oder schief oder längslaufende Zellreihe der Kapselwand eigenthümlich ausgebildet und wird dann als Ring bezeichnet, durch dessen Contraction bei der Austrocknung die Kapsel (rechtwinkelig zur Ebene des Ringes) aufreisst; oder es ist statt des Ringes eine scheitelständige oder seitliche Gruppe von Wandungszellen der Kapsel in ähnlicher Weise ausgebildet.

Die Sporangien sind gewöhnlich in Gruppen vereinigt, jede Gruppe wird als

Sorus bezeichnet; der Sorus enthält entweder eine geringe, bestimmte Anzahl, oder eine grosse, unbestimmte Zahl von Sporangien und zwischen diesen häufig noch starke gegliederte Haare, die sogen. Paraphysen; häufig wird der ganze Sorus von einer Excrescenz der Epidermis, dem echten Indusium, bedeckt, in anderen Fällen besteht das unechte Indusium aus einem Auswuchs des Blattgewebes selbst und ist dann mehrschichtig, selbst Spaltöffnungen tragend, oder die Bedeckung des Sorus kommt einfach dadurch zu Stande, dass der Blattrand sich über ihn zurückschlägt oder einrollt; bei den Lygodien ist jedes einzelne Sporangium von einer taschenförmigen Wucherung des Blattgewebes, wie von einer Bractee verhüllt. — Sori bilden sich gewöhnlich nicht auf allen Blättern der erwachsenen Pflanze, zuweilen wechseln Gruppen fertiler mit Gruppen steriler Blätter in regelmässiger Periodicität, wie bei Struthiopteris germanica; zuweilen sind die Sori in gleichartiger Weise über die ganze Lamina vertheilt, in anderen Fällen an bestimmte Abschnitte derselben gebunden. Die fertilen Blätter können den sterilen im Uebrigen gleich sein oder sich von diesen auffallend unterscheiden; Letzteres wird nicht selten dadurch bewirkt, dass die Entwickelung der Mesophylls zwischen und neben den fertilen Nerven ganz oder theilweise unterbleibt; das fertile Blatt oder der fertile Theil eines solchen erscheint dann wie eine mit Sporangien besetzte Aehre oder Rispe (Osmunda, Aneimia). — Gewöhnlich entstehen die



Fig. 252. Aspidium filix mas; Unterseite einer Lacinie der Lamina, acht Indusien zeigend (*i*); 2mal vergr.

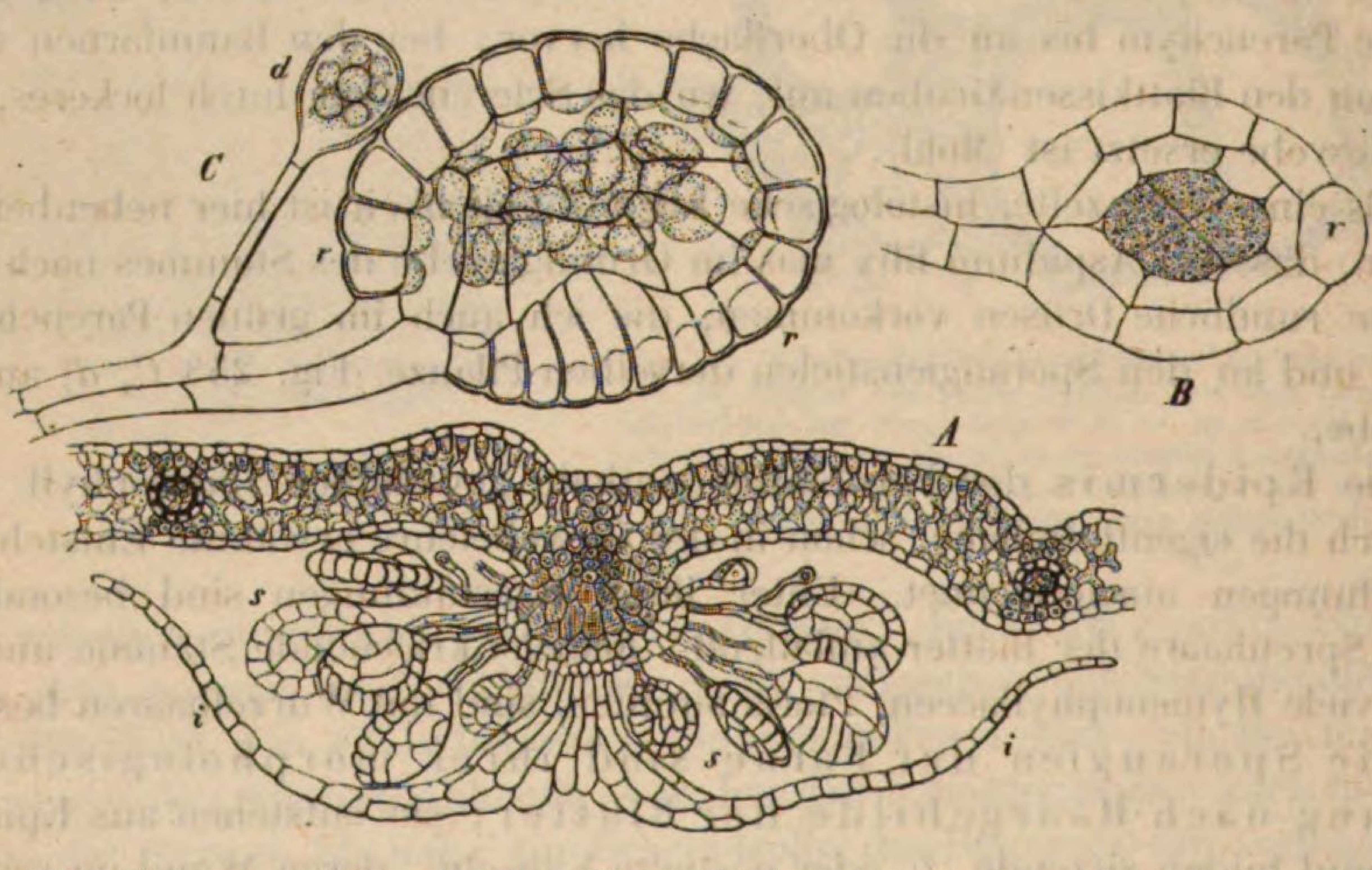


Fig. 253. Aspidium filix mas. — *A* Querschnitt des Blattes mit einem aus den Sporangien *s* und dem Indusium *i i* bestehenden Sorus; rechts und links im Mesophyll des Blattes je ein kleiner Fibrovasalstrang, dessen Gefässbündelscheide an den nach innen gekehrten Wänden die dunkelbraunen Verdickungen zeigt. — *B* junges Sporangium, der Ring desselben steht senkrecht auf der Papierebene, *r* seine oberste Zelle; im Innern sind vier Zellen sichtbar, die aus der Theilung der Centralzelle entstanden sind. — *C* Seitenansicht eines fast reifen Sporangiums, *r r* der Ring, *d* die gestielte dieser Art eigenthümliche Drüse; in der Kapsel scheinen die jungen eben gebildeten Sporen durch.

Sporangien aus der Epidermis der Blattnerven und zwar auf der Unterseite der Lamina; bei den Acrostichaceen aber nehmen sie ihren Ursprung sowohl von den Nerven, wie von dem Mesophyll; sie bedecken bei Olfersia beide Blattflächen zu

den Seiten der Mittelrippe, oder nur die Unterseite wie bei Acrostichum. — Wenn, wie gewöhnlich, die Nerven die alleinigen Träger der Sporangien sind, so können diese dem sterilen Nerven gleich sein, oder die fertilen Nerven erfahren an den Stellen, wo sie die Sori tragen, verschiedene Veränderungen, sie schwellen polsterartig an, bilden so ein Receptaculum, oder sie treten über den Blattrand vor, wie bei den Hymenophyllaceen. Der Sorus kann dem Ende eines Nerven aufsitzen, der dann nicht selten zwei Gabeläste treibt, in deren Winkel der Sorus sitzt, oder er tritt als dorsaler Sorus hinter dem Nervenende hervor, oder der Sorus läuft an der Seite des Nerven auf längere Strecken hin; zuweilen verlaufen die fertilen Nerven dicht neben dem Blattrande, in anderen Fällen neben der Mittelrippe der Lamina u. s. w.

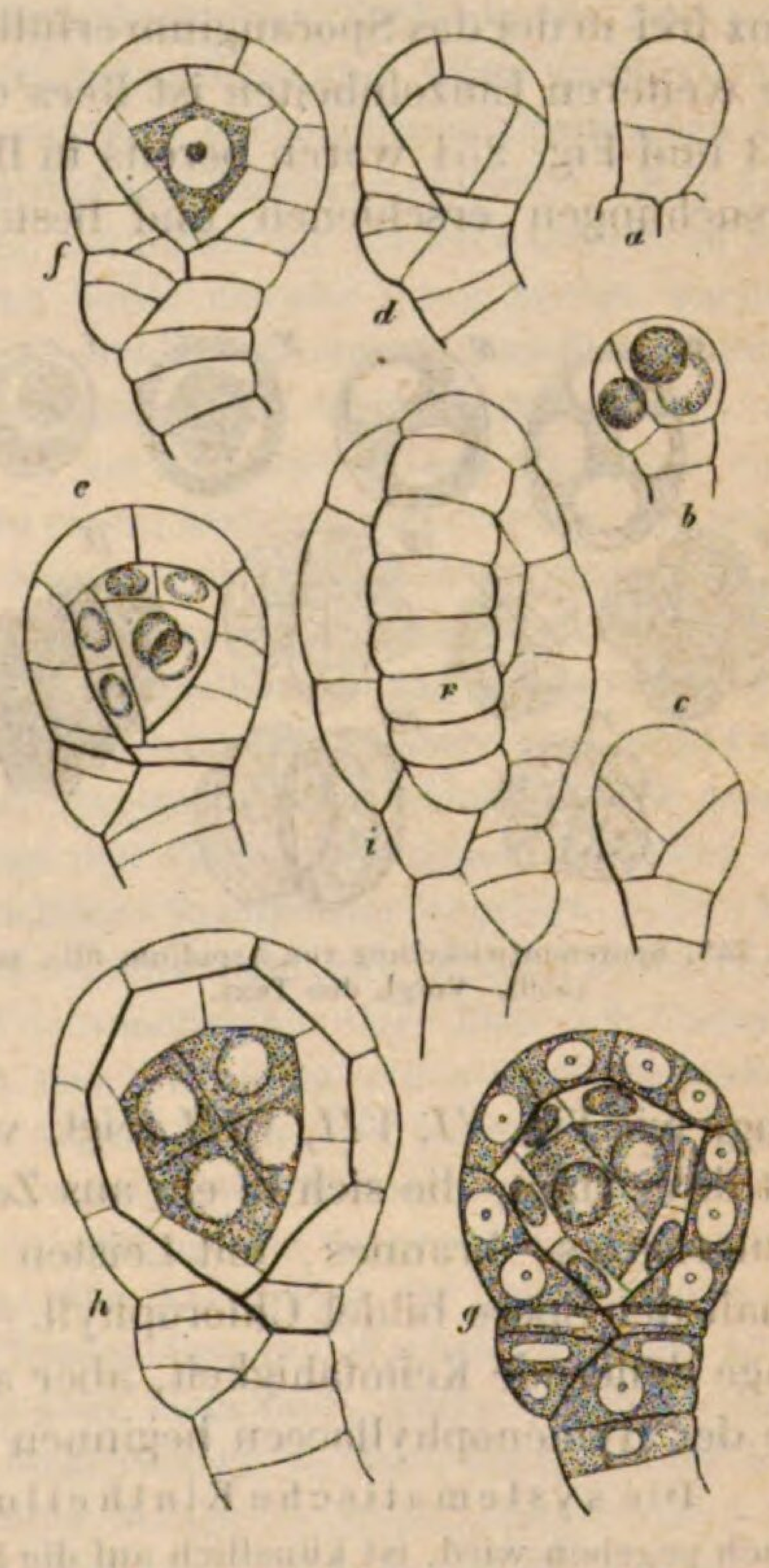


Fig. 254. Entwickelung des Sporangium von Asplenium Trichomanes; Reihenfolge nach den Buchstaben *a* bis *i*. — Bei *i* ist *r* der Ring, die anderen Figuren sind im optischen Längsschnitt gesehen, ihr Ring würde senkrecht auf dem Papier stehen. (Vergr. 550).

Die Entwickelung des Sporangium [1]) ist nur bei den Polypodiaceen genauer bekannt; es entsteht aus einem papillenförmigen Auswuchs einer der Epidermiszellen, welche gewissermassen den Keimboden des Sorus bilden. Vor der Sporangiumanlage wird die betreffende Epidermiszelle nach Rees erst noch einmal kreuzweis getheilt; die genannte Papille wird durch eine Querwand abgeschnitten, worauf nach weiterer Verlängerung in der so gebildeten Mutterzelle des Sporangium eine Querwand auftritt; die untere Zelle liefert den Stiel, die obere die Kapsel des Sporangium. Die Stielzelle verwandelt sich durch intercalare Quertheilungen und Längswände in meist drei Zellreihen; die ungefähr halbkugelige Mutterzelle der Kapsel wird zunächst durch vier successive, schiefe Theilungen in vier planconvexe Wandungszellen und eine tetraëdrische Innenzelle umgewandelt; in jenen erfolgen noch weitere Theilungen senkrecht zur Oberfläche, während die Innenzelle noch einmal vier tafelförmige Segmente bildet, welche parallel den äusseren Wandungszellen liegen. Auch diese inneren Wandungszellen theilen sich durch Wände, senkrecht auf der Oberfläche der Kapsel und die so gebildeten Zellen zerfallen nach Rees (ich habe es nicht gesehen) nochmals durch tangentiale Wände in zwei Schichten, so dass die Wandung der Kapsel endlich dreischichtig wird. Die Zellen der äusseren Wandschicht, aus denen der Ring hervorgehen soll,

1) In demselben Sorus findet man, wenn die ersten Sporangien reifen, alle Entwickelungsgrade der jüngeren daneben.

theilen sich noch weiter durch auf der Oberfläche des Sporangiums und auf der Mittellinie des Ringes senkrechte, unter sich parallele Wände, bis die bestimmte Zellenzahl des Ringes erreicht ist; sie treten dann über die Oberfläche der Kapsel gewölbt hervor. Während nun ferner die tetraëdrische Centralzelle durch successive Zweitheilungen die Mutterzellen der Sporen bildet, werden die Zellen der inneren Wandschichten aufgelöst, der innere Raum des Sporangiums dadurch und durch das Flächenwachsthum der äusseren Wandschicht bedeutend erweitert, so dass der Complex der Mutterzellen (nach Rees sind es immer zwölf) ganz frei in der das Sporangium erfüllenden Flüssigkeit schwimmt (Fig. 255). Ueber die weiteren Einzelnheiten ist Rees' cit. Arbeit nachzusehen; die Abbildungen Fig. 253 und Fig. 254 waren bereits in Holz geschnitten, als seine ausführlicheren Untersuchungen erschienen und bestätigen seine Angaben in allen wesentlichen Puncten. Von Entstehung der Sporenmutterzellen durch freie Zellbildung, wie früher behauptet wurde, kann gar keine Rede sein. — Jede Mutterzelle (Fig. 255 *I*) ist bei Aspidium filix mas mit einem deutlichen Kern versehen, nach dessen Auflösung (*II*) zwei neue grosse helle Kerne auftreten (*III*), zwischen denen zuweilen eine deutliche Trennungslinie zu sehen ist. Nach Auflösung dieser eine beginnende Zweitheilung andeutenden Kerne erscheinen vier neue kleinere Kerne (*IV*), worauf die Mutterzelle in vier Sporenzellen zerfällt (*V*), deren gegenseitige Lagerung, wie Fig. *VI*, *VII*, *VIII* zeigt, verschieden ist. Die Spore umkleidet sich nun mit ihrer Haut, die sich in ein aus Zellstoff bestehendes Endosporium und ein cuticularisirtes, braunes, mit Leisten versehenes Exorporium differenzirt (*IX*); der Inhalt der Spore bildet Chlorophyll. — Die Sporen vieler Polypodiaceen sind durch lange dauernde Keimfähigkeit, aber auch durch langsame Keimung ausgezeichnet, die der Hymenophyllaceen beginnen ihre Keimung oft schon in der Kapsel.

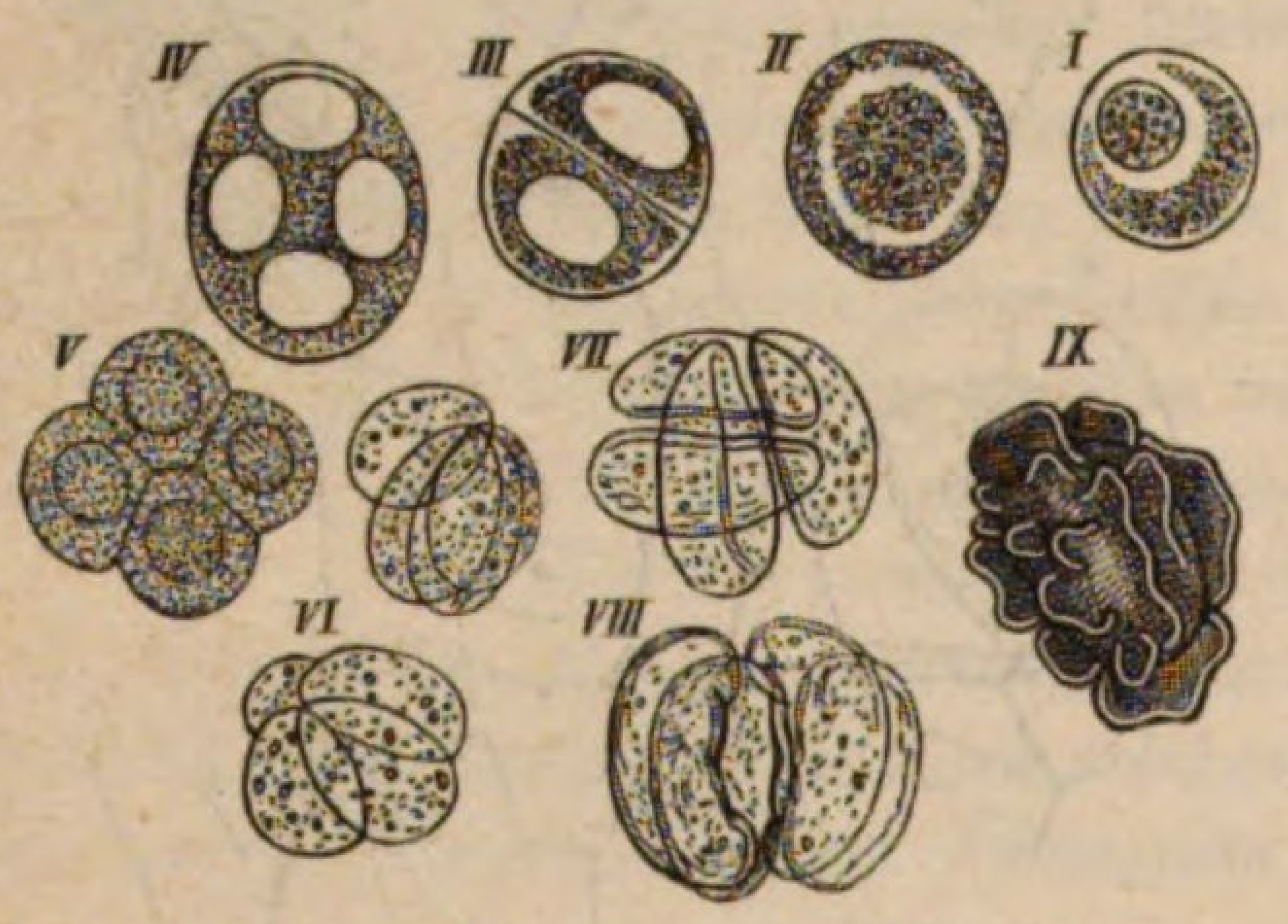


Fig. 255. Sporenentwickelung von Aspidium filix mas (550). Vergl. den Text.

Die systematische Eintheilung der Farne, wie sie in den Handbüchern gewöhnlich gegeben wird, ist künstlich auf die Form des fertigen Sporangiums und Sori gegründet; genauer bekannt sind nur die oben mehrfach genannten Gruppen und es scheint gewiss, dass die Hymenophyllaceen die niedrigsten, mit den Muscineen am nächsten verwandten Formen enthalten; die verwandtschaftliche Verknüpfung der übrigen Familien mit dieser und unter einander ist unbekannt; wahrscheinlich bilden aber die Hymenophyllaceen den Ausgangspunct für zwei oder mehr Reihen von Familien. — Mettenius (Fil. horti bot. Lips.) unterscheidet folgende Familien, die ich in einer veränderten Reihenfolge aufführe:

1) Hymenophyllaceen.
2) Gleicheniaceen,
3) Schizaeaceen,
4) Osmundaceen,
5) Marattiaceen,
6) Cyatheaceen,
7) Polypodiaceen.

Bei der nun folgenden Charakteristik der Familien, folge ich den Diagnosen von Mettenius, hebe aber zugleich einzelne Thatsachen hervor, die zur Vervollständigung der obigen morphologischen Angaben dienen mögen.

1) Hymenophyllaceen: Die Sporangien haben einen schiefen oder querliegenden, vollständigen Ring, springen daher mit einem Längsriss auf und entstehen auf einer über

den Blattrand hinausragenden Verlängerung der fertilen Nerven (der Columella), welche von einem becherförmigen Indusium umgeben ist. — Diese Familie weicht in vielen Beziehungen von den übrigen Farnen ab und zeigt gleichzeitig mannigfache Aehnlichkeiten mit den Muscineen. — Der Inhalt der Sporen wird schon vor der Keimung in drei im Centrum zusammentreffende Zellen getheilt oder es werden, wie bei manchen Trichomanesarten, an drei peripherischen Puncten kleine Zellen abgeschnitten, während eine grössere mittlere übrig bleibt. Die Zellen wachsen, das Exosporium sprengend nach drei Richtungen hin in Keimschläuche aus, die an der Spitze sich verlängernd durch Querwände gegliedert werden, also Zellenfäden darstellen, von denen aber gewöhnlich nur einer sich kräftiger entwickelt, während die anderen bald haarähnlich abschliessen; bei Hymenophyllum Tunbridgense geht jener nicht selten alsbald am Ende in eine Zellfläche über, bei anderen aber bildet er ein vielfach verzweigtes, confervenähnliches Protonema, an welchem flächenförmige Prothallien von 2—6 Linien Länge und $1/2$—$1\,1/2$ Linie Breite als seitliche Sprossungen auftreten. Jede Zelle des Fadens kann einem Zweige den Ursprung geben, der hinter der vorderen Querwand hervortretend, alsbald durch eine Querwand abgegrenzt wird; manche dieser Zweige wachsen gleich dem Muttterspross unbegrenzt fort, andere werden durch eine haarähnliche Bildung abgeschlossen, eine geringe Zahl bildet sich zu den genannten Flächengebilden um, der grösste Theil aber entwickelt sich zu Wurzelhaaren, hin und wieder kann die Anlage eines Fadenzweiges zu einem Antheridium oder selbst zu einem Archegonium werden. Am Scheitel der Flächengebilde entstehen bei Trichomanes incisum auf flaschenförmig ausgewachsenen Randzellen kugelige Zellen, die wahrscheinlich als Propagationsorgane zu deuten sind; nur die Randzellen der Flächenprothallien können zu Wurzelhaaren und neuen Protonemafäden aber auch zu neuen Flächensprossen auswachsen. — Die Wurzelhaare sind meist kurz, braunwandig, am Ende lappige Haftscheiben oder Zweigschläuche bildend. — Die Antheridien und Archegonien entstehen vorzugsweise an den Flächenprothallien und zwar aus deren Randzellen, für Letztere wird ein mehrschichtiges Basalpolster angelegt. — Das Mesophyll der Blätter besteht meist aus einer einzigen Zellenschicht und ist dann selbstredend frei von Spaltöffnungen, die aber bei Loxosoma auf dem mehrschichtigen Blatt sich finden. — Der häufig kriechende Stamm ist meist sehr dünn und mit einem axilen Fibrovasalstrange versehen. — Echte Wurzeln treten nicht bei allen Arten auf; wo sie fehlen ist der Stamm selbst mit Wurzelhaaren bekleidet; als wurzellos wurden von Mettenius eine grosse Zahl von Trichomanesarten erkannt und in diesen Fällen nehmen die Verzweigungen des Stammes ein täuschend wurzelähnliches Aussehen an. Die Axen eilen der Entwickelung der Blätter weit voraus, gewöhnlich haben mehrere Internodien ihr Wachsthum völlig abgeschlossen, während die zugehörigen Blätter noch sehr klein sind, solche scheinbar (oder wirklich?) blattlose Sprossen verzweigen sich oft noch vielfach. — Auch die Gewebebildung dieser Familien zeigt viel Eigenthümliches, worüber Mettenius (Hymenophyllaceae l. c.) nachzusehen ist. — Das fertile über den Blattrand hinausragende Ende der Blattnerven (die Columella) verlängert sich durch intercalares Wachsthum und dem entsprechend werden die neu hinzukommenden Sporangien in basipetaler Folge erzeugt; sie sind schraubenlinig an der Columella angeordnet. — Die sitzenden (?) Sporangien sind biconvex, mit der einen Convexität der Columella angeheftet; der beide Convexitäten trennende Ring ist meist schräg und theilt den Umfang in ungleiche Hälften, er springt wulstartig hervor; bei Loxsoma sind die Sporangien birnförmig und deutlich gestielt. Paraphysen kommen nur bei manchen Hymenophyllumarten vor.

2) Die Gleicheniaceen haben sitzende Sporangien mit vollständigem, transversalem Ring, daher longitudinale Dehiscenz; die Sori dorsal, ohne Indusium, meist von wenigen, zuweilen nur von drei oder vier Sporangien gebildet. Die Innovation der Blattspreite wurde oben erwähnt. Blattstiel nicht articulirt.

3) Schizaeaceen: Die ei- oder birnförmigen Sporangien sind sitzend oder kurz gestielt; der Ring bildet eine scheitelständige, kappenähnliche Zone und geht rings um (ist vollständig); die Dehiscenz ist demnach longitudinal. Der Blattstiel aller Arten enthält nur einen

Fibrovasalstrang. Bei den Ligodien ist der unbegrenzt fortwachsende Blattstiel windend, die primären Auszweigungen desselben sind begrenzt durch eine nicht aufgerollte (knospenähnliche) Spreite, die sich bei L. tenue zu einem unbegrenzt fortwachsenden Blattstiel umbilden kann; die beiden Blattfiedern am Grunde jedes grimären Blattzweiges haben begrenzte flächig ausgebreitete Lamina. Die fertilen Lacinien sind ährenförmig, sie tragen auf der Unterseite je zwei Reihen von Sporangien, deren jedes in einem taschenförmigen Auswuchs des Blattgewebes steckt. Hierher gehört auch Schizaea und Aneimia (Abbildungen dieser merkwürdigen Gattungen in Schnitzleins Iconographia).

4) Osmundaceen: Sporangien kurz gestielt, unsymmetrisch rundlich, auf der einen Seite statt des Ringes mit einer eigenthümlich ausgebildeten Zellgruppe unter dem Scheitel; auf der anderen Seite longitudinal aufspringend. Bei Osmunda sind die fertilen Blätter oder Blatttheile contrahirt, d. h. ihr Mesophyll nicht entwickelt, bei Todea den sterilen ähnlich.

5) Marattiaceen: die Sori enthalten eine bestimmte Zahl von Sporangien, die keinen Ring besitzen; sie sind entweder frei und springen auf der Innenseite longitudinal auf, oder unter sich verwachsen, einen mehrfächerigen Sorus bildend. Diese Familie enthält vorzugsweise mächtig entwickelte Arten, z. Th. mit dickem knolligen Stamm und sehr grossen Blättern. Angiopteris und Marattia haben an der Basis der articulirten Blattstiele Stipulae, welche das junge Blatt bedecken.

6) Cyatheaceen: die Sporangien haben einen vollständigen, schiefen, excentrischen Ring und transversale Dehiscenz: Indusien verschieden oder keines, Sorus häufig auf einem stark entwickelten Receptaculum. Blattstiel nicht articulirt, continuirlich in den Stamm übergehend. Die Gattungen Cibotium, Balantium, Alsophila, Hemitelia, Cyathea enthalten Arten mit säulenförmigem Stamm, mit grossen, oft vielfach gefiederten Blättern.

7) Polypodiaceen: Sporangien mit einem verticalen (d. h. longitudinalen) unvollständigen Ring, daher quer aufspringend; diess die artenreichste Familie der Farne. Mettenius unterscheidet folgende Unterabtheilungen:

a) Acrostichaceen: der Sorus bedeckt Mesophyll und Nerven der Unterseite oder beider Seiten oder sitzt auf einem verdickten Receptaculum, welches am Nerven hinläuft; ohne Indusium.

b) Polypodieen: der Sorus occupirt entweder den Längsverlauf der Nerven, oder besondere Anastomosen derselben; oder den Rücken oder das verdickte Ende eines Nerven; der Sorus ist nackt, sehr selten mit seitlichem Indusium. (Polypodium, Adianthum, Pteris).

c) Aspleniaceen: Sorus einseitig am Lauf der Nerven, durch ein seitliches Indusium gedeckt, selten ohne Indusium; oder der Sorus überschreitet an der Spitze den Rücken der Nerven und wird von einem diesem entspringenden Indusium bedeckt, oder der Sorus occupirt eigenthümliche Anastomosen der Nerven und ist einseitig mit einem an der Nervenseite freien Indusium bedeckt; Blattstiel nicht articulirt. (Blechnum, Asplenium, Scolopendrium).

d) Aspidiaceen: der Sorus ist dorsal, mit Indusium, selten terminal und ohne Indusium. (Aspidium, Phegopteris).

e) Davalliaceen: Sorus terminal oder gabelständig, mit Indusium oder an einem intramarginalen anastomotischen Nervenbogen und mit einem, am äusseren Rande freien Indusium bedeckt. (Davallia, Nephrolepis).

Classe 8.

Die Schachtelhalme [1]).

1) Geschlechtliche Generation, Prothallium. Die soeben gereiften Sporen der Equiseten (die ihre Keimfähigkeit nur wenige Tage behalten) zeigen, auf Wasser oder feuchten Boden gesäet, die ersten Vorbereitungen zur Keimung schon nach wenigen Stunden; im Verlauf einiger Tage entwickelt sich das Prothallium zu einem mehrzelligen Lappen, dessen weiteres Wachsthum indessen sehr langsam fortschreitet. — Die mit einem Zellkern und Chlorophyllkörnern versehene Spore vergrössert sich mit beginnender Keimung, wird birnförmig und theilt sich in zwei Zellen, deren eine kleinere fast nur farblosen Inhalt in sich aufnimmt und bald zu einem langen hyalinen Wurzelhaar auswächst (Fig. 256, *I*, *II*, *III w*), während die vordere grössere die sich durch Theilung mehrenden Chlorophyllkörner der Spore in sich aufnimmt und unter weiteren Theilungen den an der Spitze fortwachsenden, sich bald verzweigenden ersten Prothalliumlappen erzeugt (*III—VI*). Die Zellenvermehrung ist dabei eine anscheinend sehr unregelmässige; schon die ersten Theilungen sind verschieden: bald ist die erste Wand in der chlorophyllhaltigen primären Scheitelzelle wenig geneigt gegen die Längsaxe des Pflänzchens (bei E. Telmateja zuweilen dichotomirend); in anderen Fällen dagegen wächst diese Zelle in einen längeren Schlauch aus, dessen Scheiteltheil durch eine Querwand abgeschnitten wird (zuweilen bei L. arvense). Das fernere Wachsthum wird durch eine oder mehrere Scheitelzellen vermittelt, die sich durch Querwände theilen, während in den Segmenten Längswände in schwer erkennbarer Ordnung auftreten; durch Ausstülpung seitlicher Zellen werden Verzweigungen angelegt, die dann in ähnlicher Weise fortwachsen; dabei findet be-

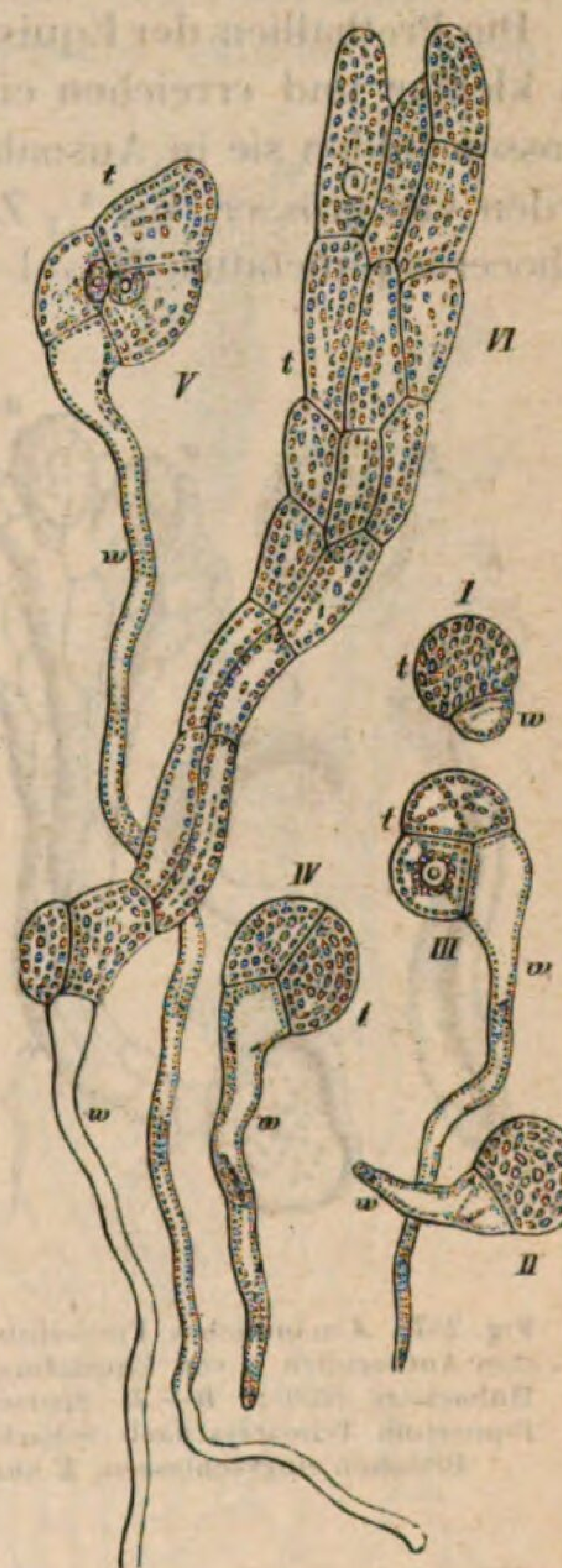


Fig. 256. Erste Entwickelungsstadien des Prothallium von Equisetum Telmateja; *w* überall das erste Wurzelhaar, *t* die Anlage des Thallus; Entwickelungsfolge nach den Nummern *I—VI*. (Vergr. ungef. 200).

1) G. W. Bischoff: Die kryptogamischen Gewächse (Nürnberg, 1828). — W. Hofmeister: Vergl. Unters. (1851). — Derselbe: Ueber die Keimung der Equiseten (Abh. d. k. Sächs. Ges. d. Wiss. 1855. IV, 168). — Derselbe: Ueber Sporenentwickelung der Equiseten (Jahrb. f. wiss. Bot. III, p. 283). — Thuret (in Ann. des sciences nat. 1851. XVI, 31). — Sanio: Ueber Epidermis und Spaltöffn. der Equis. (Linnaea Bd. 29, Hft 4). — C. Cramer: Längenwachsthum und Gewebebildung bei Equ. arvense und sylvaticum (Pflanzenphys. Unters. von Nägeli und Cramer III, 1855). — Duval-Jouve: Histoire naturelle des Equisetum (Paris 1864). — H. Schacht: Die Spermatozoiden im Pflanzenreich (Braunschweig 1864). — Max Rees: Entwickelungsgeschichte der Stammspitze von Equis. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1867. VI, 209). — Milde: Monographia equisetorum in Nova acta Acad. Leop. Carolinae XXXV, 1867.

ständige Vermehrung der Chlorophyllkörner durch Theilung in den sich vermehrenden Zellen statt. Die jungen Prothallien sind bei E. Telmateja gewöhnlich schmal, bandartig, aus einer Zellschicht gebildet. Die älteren Prothallien sind bei anderen Arten und wohl auch bei jener unregelmässig lappig verzweigt, einer der Lappen gewinnt eher oder später die Oberhand, wird dicker, fleischig mehrschichtig und treibt auf seiner Unterseite Wurzelhaare.

Die Prothallien der Equiseten sind vorwiegend diöcisch; die männlichen bleiben kleiner und erreichen einige Millimeter Länge, nur an spät erscheinenden Sprossen bilden sie in Ausnahmefällen Archegonien (Hofmeister); die weiblichen werden viel grösser (bis $^1/_2$ Zoll); Hofmeister vergleicht sie mit dem Thallus von Anthoceros punctatus, Duval-Jouve mit einem krausen Endivienblatt. Nach dem letztgenannten Autor erscheinen die Antheridien etwa fünf Wochen nach der Keimung, die Archegonien weit später. Diese Angaben beziehen sich vorzugsweise auf E. arvense, limosum, palustre, nach Duval-Jouve sind die Prothallien von E. Telmateja und sylvaticum breiter und weniger verzweigt, die von ramosissimum und variegatum mehr schmächtig und verlängert.



Fig. 257. *A* männliches Prothallium mit den ersten Antheridien *a* von Equisetum arvense nach Hofmeister (200); *B*—*E* Spermatozoiden von Equisetum Telmateja nach Schacht, *B* noch im Bläschen eingeschlossen, *E* ausgestreckt.

Die Antheridien entstehen am Ende oder am Rand der grösseren Lappen des männlichen Prothalliums. »Die Entstehung eines Antheridiums wird eingeleitet durch die mehrmals wiederholte Theilung einer der Zellen jenes Randes mittels wechselnd nach zwei Richtungen geneigter Scheidewände. Die Zellen zweiten Grades theilen sich durch radiale Längswände, jede der so gebildeten dreiseitigen Zellen durch der Axe des Organs parallele Wandungen in innere und äussere; die letzteren werden zur Hüllschicht des Antheridiums, ihrer Innenwand sind zahlreiche Chlorophyllkörner angelagert. — Die axilen Zellen des Antheridiums, eine eiförmige, aus vier Längsreihen von Zellen aufgebaute Gruppe enthalten feinkörnigen Schleim (Protoplasma); durch rasch sich wiederholende Theilungen nach allen drei Richtungen wandeln sie sich um in eine Masse kleiner tesselarer Zellen, die anfangs in sehr innigem Zusammenhange stehen.« (Hofmeister.) Diese Zellen isoliren sich und in jeder entsteht ein Spermatozoid. Die Scheitelzellen der Hüllschicht des Antheridiums enthalten wenig oder kein Chlorophyll, sie weichen (ähnlich wie bei den Lebermoosen) bei Wasserzutritt auseinander, um die noch in Bläschen eingeschlossenen Spermatozoiden, deren Zahl 100—150 ist, zu entlassen. Diese Bläschen bestehen wahrscheinlich aus der inneren Wandschicht der ursprünglich tesselaren Zellen, deren Grenzlamellen aufgelöst wurden, wodurch die Isolirung jener zu Stande kommt; sie reagiren nach Schacht schwach violett auf

Chlorzinkjod und lösen sich im Wasser liegend vor der Entrollung des Spermatozoids auf oder sie bleiben erhalten und werden von demselben durchbrochen. Von den zwei bis drei Windungen des Spermatozoids, welches hier grösser ist als bei anderen Kryptogamen, trägt die hintere dickere einen Anhang auf der Innenseite, den Hofmeister als undulirende Flosse, Schacht als dünnwandige Protoplasmablase bezeichnet, in welcher Stärkekörnchen und Saft enthalten sind.

Die Archegonien entstehen aus der Vermehrung einzelner Zellen des Vorderrandes der dickfleischigen Lappen des weiblichen Prothallium; indem der Thallus unter ihnen fortwächst, kommen sie, ähnlich wie bei Pellia, auf seine Oberseite zu stehen. Die Mutterzelle der Archegonien wird nach beträchtlicher Auswölbung durch eine der Thallusfläche parallel laufende Wand getheilt; die untere beider Tochterzellen, dem Gewebe völlig eingesenkt, wird zur Centralzelle, die äussere bildet den Hals, in dem sie sich nach Hofmeister zuerst kreuzweise durch verticale Wände theilt; die so gebildeten vier Zellen wachsen empor und werden durch Querwände getheilt, so dass der junge Hals aus vier parallelen Zellreihen besteht. Die oberen vier Zellen werden sehr lang, die mittleren vier bleiben kürzer, die vier unteren strecken sich kaum und tragen gleich den die Centralzelle umgebenden Zellen des Thallus durch ihre Vermehrung zur Bildung einer ein- bis zweischichtigen Bauchwand des Archegoniums bei. In der Centralzelle entsteht schon frühzeitig durch freie Zellbildung das Ei (Keimbläschen Hofmeisters), dieses wächst bis zur beinahe völligen Erfüllung des Raums der Centralzelle schon vor der Befruchtung heran. Die vier Längsreihen der Halszellen weichen nun mit ihren axilen Kanten auseinander, um den Halscanal für die Befruchtung zu bilden; die vier oberen langen Halszellen biegen sich halbkreisförmig radial nach aussen, einem vierarmigen Anker ähnlich. — Unmittelbar nach der Befruchtung schliesst sich der Halscanal, die Eizelle, deren Kern verschwindet, vergrössert sich, die Zellen der es umgebenden Bauchwand des Archegoniums beginnen sich lebhaft zu vermehren.

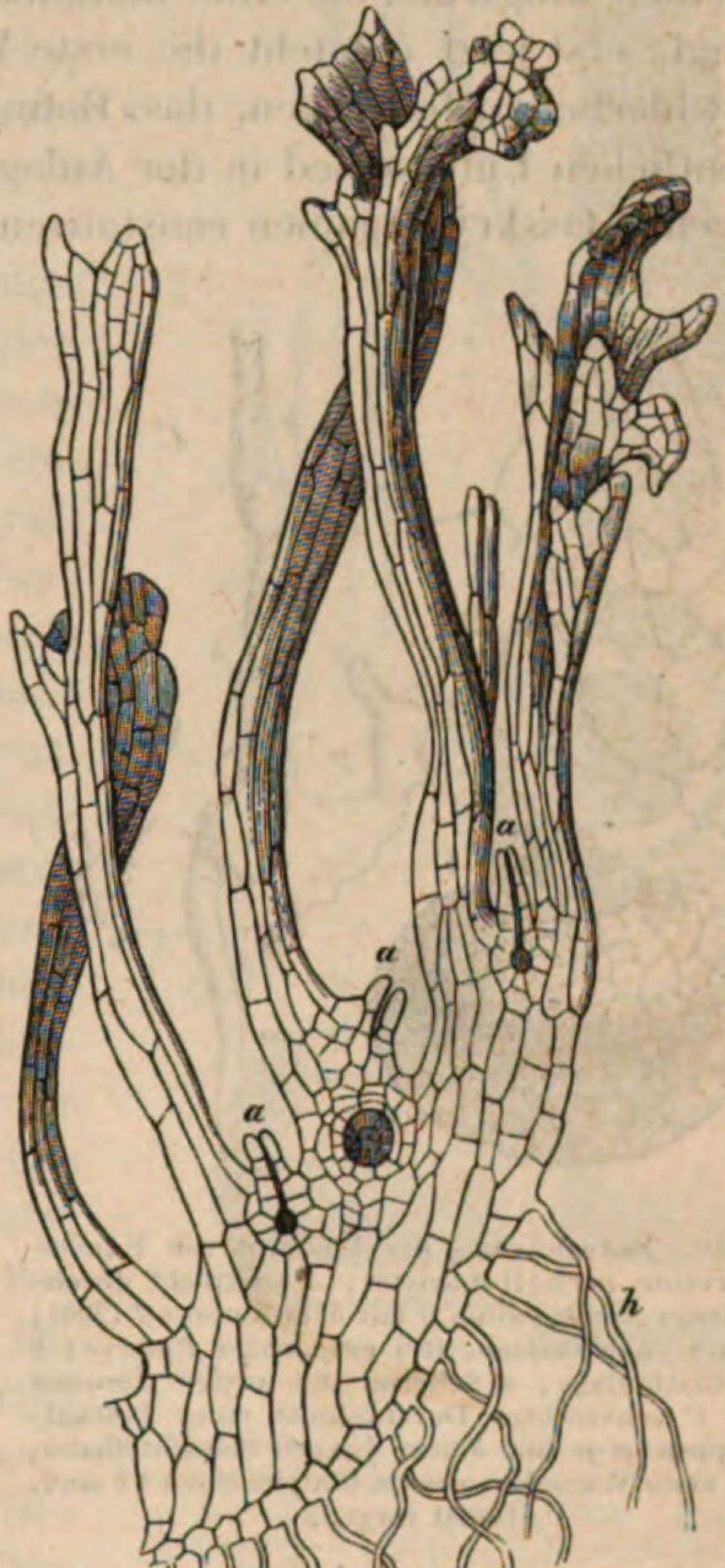


Fig. 258. Senkrecht durchschnittener Lappen eines starken weiblichen Prothallium von Equisetum arvense nach Hofmeister; bei *a a a* zwei fehlgeschlagene und ein befruchtetes Archegonium; *h* Wurzelhaare. (Vergr. ungefähr 60).

2) Entwickelung der sporenbildenden Generation, des

Schachtelhalms. Die Bildung der Embryos aus der Eizelle erfolgt durch Theilungen, deren erste zur Axe des Archegoniums geneigt ist, worauf in jeder der beiden Zellen nach Hofmeister eine der ersten Wand senkrecht aufgesetzte Theilungswand folgt; der Embryo erscheint aus vier, wie Kugelquadranten gelagerten Zellen zusammengesetzt. Aus dem unteren Quadranten entsteht nach dem genannten Autor der Fuss (den er auch hier als primäre Axe bezeichnet), aus einem der seitlichen die Anlage des ersten Sprosses, die bald aufgerichtet wird und einen Ringwulst als erste Blattanlage, die dann dreizähnig auswächst (bei *B*), erzeugt; erst jetzt entsteht die erste Wurzel aus einer inneren Gewebezelle. Es ist hierbei zu bemerken, dass Hofmeisters letztgenannte Angabe einerseits einen wesentlichen Unterschied in der Anlage der ersten Wurzel der Equiseten und der übrigen Gefässkryptogamen constatiren würde, dass anderseits die Entstehung der ersten beblätterten Axe aus einem der Quadranten des Embryos zwar den Verhältnissen der Farne und Rhizocarpeen entspricht, dafür aber mit dem sonstigen Wachsthum der Equiseten nicht übereinstimmt, da bei ihnen alle übrigen Sprosse aus inneren Gewebezellen hervorgehen. Dem gegenüber behauptet Duval-Jouve in der That, dass die erste blättertragende Axe im Innern des bereits vielzelligen Embryos seitlich angelegt wird, so dass also auch der erste Spross der Equiseten endogener Bildung wäre. Bei den unerklärlichen Irrthümern dieses Schriftstellers über Zellenfolgen ist allerdings auf seine Aussage Hofmeistern gegenüber wenig Werth zu legen; die Frage ist aber jedenfalls neuer Untersuchungen werth.

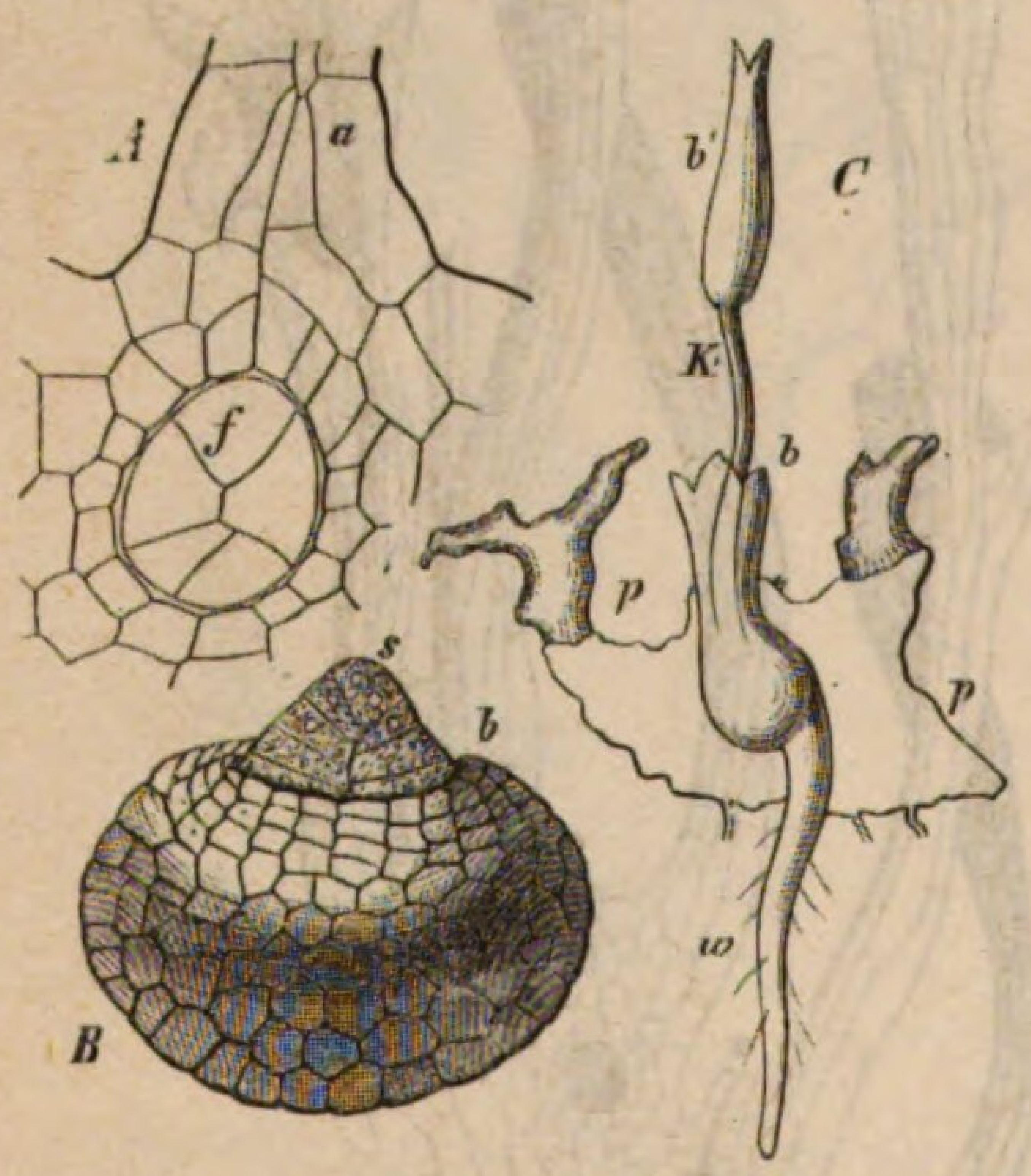


Fig. 259. Entwickelung des Embryos von Equisetum arvense nach Hofmeister; *A* senkrecht durchschnittenes Archegonium *a* mit dem Embryo *f* (200); *B* weiter entwickelter, frei präparirter Embryo; *b* erste Blattanlage, *s* Scheitel des ersten Sprosses (200); *C* senkrechter Durchschnitt eines Prothalliumlappen *p p* mit einem jungen Schachtelhalm, dessen erste Wurzel *w*, dessen Blattscheiden *b b* sind. (10mal vergr.).

Der erste Blätter tragende Spross wächst aufwärts und bildet 10—15 Internodien mit dreizähnigen Scheidenblättern; bald erzeugt er an seiner Basis einen neuen stärkeren Spross mit vierzähnigen Scheiden (E. arvense, pratense, variegatum; Hofmeister), der seinerseits neuen Sprossgenerationen den Ursprung giebt, die immer dickere Stengel und zahlreichere Scheidenzähne entwickeln; zuweilen schon der dritte oder einer der folgenden Sprosse dringt abwärts in den Boden ein, um das erste perennirende Rhizom zu bilden, welches nun seinerseits von Jahr zu Jahr neue unterirdische Rhizome und aufstrebende Laubsprosse erzeugt.

Um das Verständniss des Wachsthums des Stammes und der Blätter zu erleichtern, ist es nöthig, zuvor einen Blick auf ihre Architectur im fertigen Zustand zu werfen. Jeder Equisetenspross besteht aus einer Reihe meist hohler, an ihrer Basis durch eine dünne Querwand geschlossener Axenglieder (Internodien), deren jedes oben in eine, das nächste Internodium umfassende Blattscheide übergeht, die ihrerseits am oberen Rande in drei, vier, meist mehr Zipfel

sich spaltet; aus jedem Scheidenzipfel läuft ein Fibrovasalstrang in das Internodium hinab, geradlinig bis zum nächstälteren Knoten, parallel mit den übrigen Strängen desselben Internodiums; am unteren Ende spaltet sich jeder Strang in zwei kurze divergirende Schenkel, durch welche er sich mit den zwei benachbarten Strängen des nächst unteren Internodiums, da wo sie aus ihren Scheidenzipfeln in dieses hinabsteigen, verbindet; die Stammglieder und ihre Quirle (Blattscheiden) alterniren nämlich und da in jedem Glied die Anordnung der Stränge, Blattzipfel vorspringenden Längsleisten und Thäler (Rillen) genau regelmässig im Querschnitt vertheilt sind, so treffen immer die Bildungen eines Gliedes in die Zwischenräume der homologen Bildungen des nächst oberen und nächst unteren Gliedes. Zeigt das Internodium auf seiner Oberfläche vorspringende Längsleisten, so läuft je eine solche aus der Spitze jedes Blattzipfels, parallel mit den anderen, bis zur Basis des Internodiums hinab; zwischen je zwei Blattzipfeln beginnt eine Rille oder Rinne, die sich ebenfalls bis zur Basis des Internodiums fortsetzt. Die vorspringenden Leisten liegen auf denselben Radien, wie die Fibrovasalstränge, deren jeder einen Luftcanal (wesentliche Lacune) enthält, die Thäler oder Rinnen liegen auf denselben Radien mit den Lacunen des Rindengewebes (die zuweilen fehlen) und alterniren mit den Fibrovasalsträngen. — Die seitlichen Bildungen der Equiseten, Zweige und Wurzeln, entspringen ausschliesslich innerhalb der Basis der Blattscheide. Wie diese ein Quirl ist, so sind auch Zweige und Wurzeln in Quirlen geordnet. Die Zweige sind sämmtlich endogener Entstehung, sie entspringen im Innern des Basalgewebes der Blattscheide, auf einem Radius des Stammes, der zwischen die Fibrovasalstränge, also auch zwischen die Blattzipfel der Scheide trifft (Endverzweigung des Stammes kommt niemals vor); unter jeder Zweigknospe kann eine Wurzel entstehen; beide durchbrechen die Blattscheide an ihrer Basis. — In diesen Verhältnissen stimmen alle Stammglieder überein, sie mögen als unterirdische Rhizome, als Knollen, als aufstrebende Stengel, als Laubzweige oder als Sporangienträger entwickelt sein.

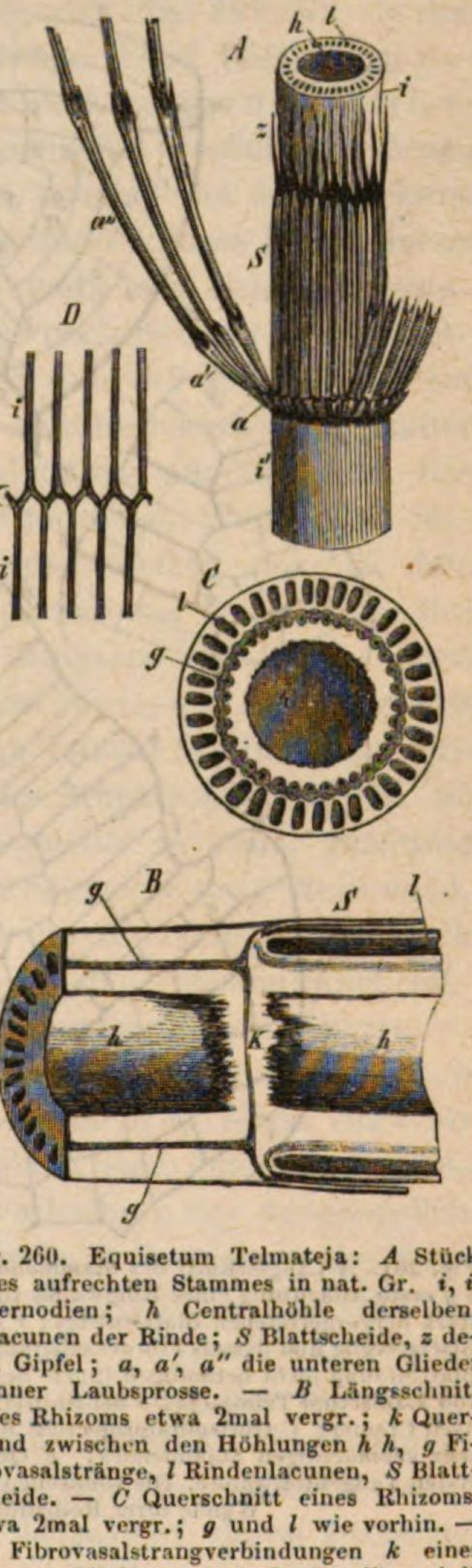


Fig. 260. Equisetum Telmateja: *A* Stück eines aufrechten Stammes in nat. Gr. *i*, *i'* Internodien; *h* Centralhöhle derselben, *l* Lacunen der Rinde; *S* Blattscheide, *z* deren Gipfel; *a*, *a'*, *a''* die unteren Glieder dünner Laubsprosse. — *B* Längsschnitt eines Rhizoms etwa 2mal vergr.; *k* Querwand zwischen den Höhlungen *h h*, *g* Fibrovasalstränge, *l* Rindenlacunen, *S* Blattscheide. — *C* Querschnitt eines Rhizoms, etwa 2mal vergr.; *g* und *l* wie vorhin. — *D* Fibrovasalstrangverbindungen *k* eines oberen und eines unteren Internodiums *i*, *i'*.

Das von zahlreichen jüngeren Blattscheiden umhüllte Stammende gipfelt in einer grossen Scheitelzelle, deren obere Wandung kugelig gewölbt ist, während sie nach unten und seitlich von drei planen Wänden begrenzt wird; die

Scheitelzelle hat somit die Form einer dreiseitigen umgekehrten Pyramide, deren aufwärts gekehrte Basalfläche ein beinahe gleichseitiges sphärisches Dreieck ist. Die Segmente werden durch schiefe Wände abgeschnitten, welche den schiefen Seiten der Scheitelzelle parallel sind, und zwar treten diese Wände successive so auf,

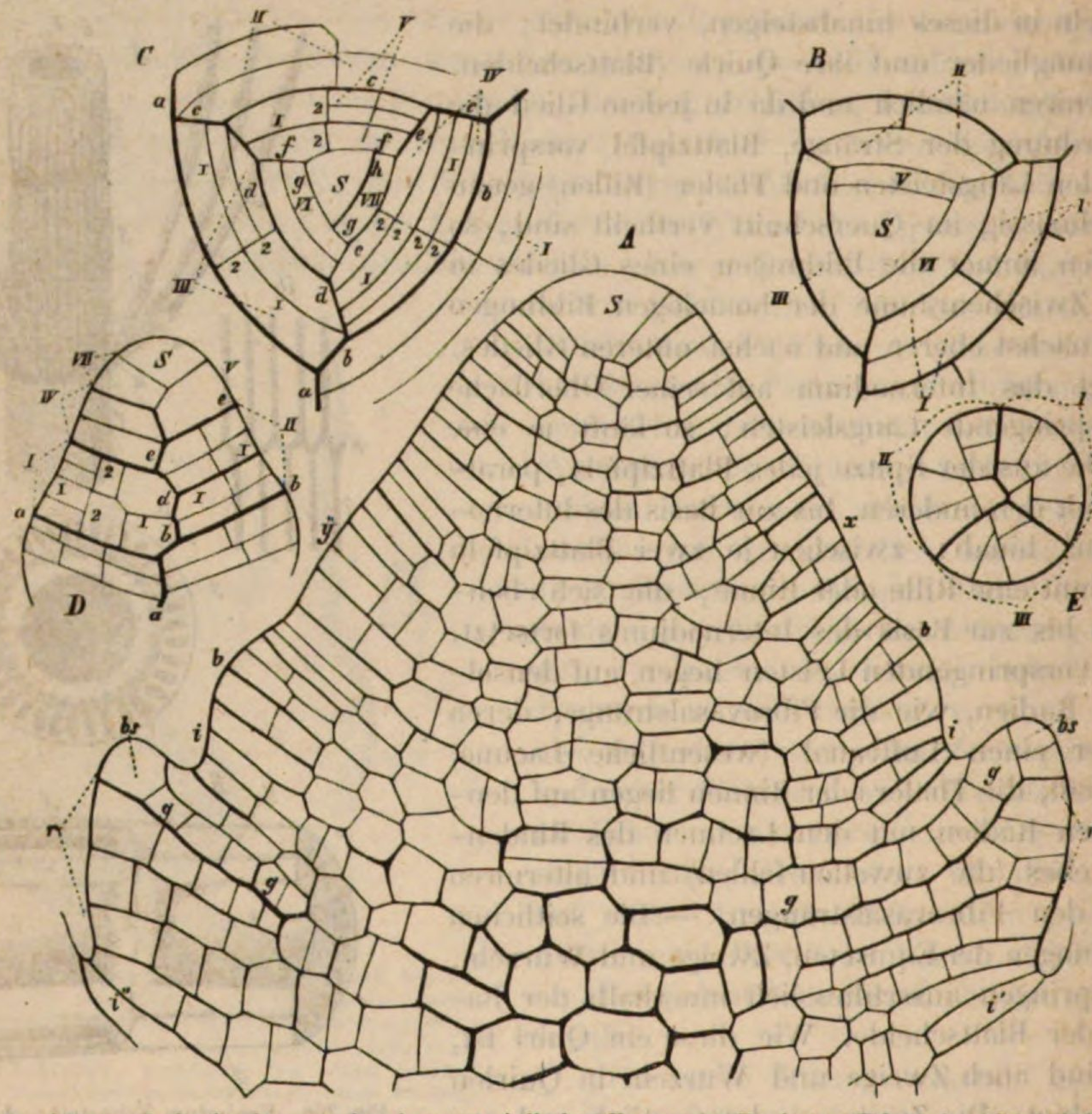


Fig. 261. *A* Längsschnitt des Stammendes einer unterirdischen Knospe von Equisetum Telmateja: *S* Scheitelzelle; *x y* erste Andeutung eines Ringwalles zur Blattbildung, *b b* ein älterer solcher; *bs bs* die Scheitelzellen eines schon stark hervorgetretenen Blattwulstes; *r r* Anlage des Rindengewebes der Internodien, *g g* Zellreihen, aus denen das Blattgewebe und dessen Fibrovasalstrang hervorgeht; *i i* die unteren Zellschichten der Segmente, die sich an der Blattbildung nicht betheiligen (nach der Natur). — *B* Horizontalprojection der Scheitelansicht eines Stammendes von Equisetum Telmateja; *s* Scheitelzelle, *I—V* die successiven Segmente, die älteren weiter getheilt. — *C*, *D*, *E* nach Cramer; *C* Horizontalprojection der Scheitelansicht von Equisetum arvense; *D* optischer Längsschnitt eines sehr schmächtigen Stammendes; *E* Querschnitt des Stammendes nach dem Auftreten der Sextantenwände und ersten Tangentialwände. Die römischen Ziffern bezeichnen die Segmente, die arabischen die in ihnen auftretenden Wände ihrer Reihenfolge nach; die Buchstaben die Hauptwände der Segmente.

dass die dadurch gebildeten Segmente schraubenlinig geordnet sind und zugleich in drei gerade Längsreihen zu liegen kommen. Die Richtung der Schraubenlinie kann bei derselben Art verschieden sein. — Jedes Segment hat die Form einer dreiseitigen Tafel mit einer oberen und unteren dreiseitigen Wand (Hauptwände), einer rechts und einer links liegenden vierseitigen Wand (Seitenwände) und einer äusseren gekrümmten vierseitigen Wand. Jedes Segment theilt sich, wie Cramer und Rees gezeigt haben und ich bestätigt fand, zunächst durch eine den Hauptwänden parallele Wand (Halbirungswand) in zwei gleiche aufeinander liegende

Tafeln von der halben Höhe des Segments; dann wird im regelmässigsten Falle jede Segmenthälfte durch eine beinahe radiale, senkrechte Wand (Sextantenwand) nochmals halbirt; das Segment besteht nun aus vier Zellen, vnn denen zwei übereinander liegende bis ins Centrum reichen, die zwei anderen nicht, weil die Sextantenwand nicht eigentlich radial steht, sondern im Innern an eine der Seitenwände des Segmentes (an die anodische Wand) sich ansetzt (Fig. 261, *E*). In den vier Zellen jedes Segmentes folgen nun noch ohne strenge Regel Theilungen parallel den Haupt- und Seitenwänden, und bald treten auch tangentiale Theilungen ein, wodurch das Segment in Innen- und Aussenzellen zerfällt, in denen nun weitere Theilungen auftreten; jene liefern das Mark, welches bei der Streckung des Stammes bis auf die Querwand an der Basis jedes Internodiums bald zerstört wird, diese erzeugen die Blätter und das gesammte Gewebe der hohlen Internodien. — Die Segmente sind, wie erwähnt, ihrer Anlage nach in einer Schraubenlinie angeordnet und da jedes Segment ohne Ausnahme (wie bei den Moosen) ein Blatt oder doch einen Theil einer Blattscheide erzeugt, so müssten auch die Blätter der Equiseten einer den Stamm umlaufenden Schraubenlinie eingefügt sein; das ist nun in der That so bei abnormem Wachsthum; bei normalem Wuchs aber findet schon frühzeitig eine kleine Verschiebung der Segmente statt, der Art, dass immer drei Segmente, welche einen Umlauf bilden, sich zu einer Querscheibe des Stammes anordnen, wobei ihre Aussenflächen eine Ringzone darstellen; nach Rees, der dies Verhalten entdeckt hat, werden die drei Segmente eines Umlaufs rasch hinter einander gebildet, während zwischen dem letzten Segment des vorhergehenden und dem ersten des folgenden Umlaufs eine längere Zeit vergeht. So entsteht also durch verschiedenes Wachsthum der Segmente in axiler Richtung aus jedem Umlauf der Wendeltreppe, welche durch die Segmente dargestellt wird, die Anlage eines Quirls, der somit streng genommen ein unechter, weil durch nachträgliche Verschiebung entstandener Quirl ist. — Jeder Segmentquirl bildet nun eine Blattscheide und das darunter liegende Internodium des Stammes. — Während der Anordnung dreier Segmente in eine Querscheibe finden die oben erwähnten Theilungen in ihnen statt, wodurch jedes Segment in einen vier- bis sechsschichtigen Zellkörper übergeht. Sobald ihr Umfang eine Querzone bildet, beginnt die Entwickelung der Blattanlage durch das Wachsthum der Aussenzellen der Segmente; sie bilden einen Ringwall; eine der oberen Zellschichten des Segments tritt am stärksten nach aussen vor, bildet den Scheitel (die kreisförmige Scheitellinie) des Walles (*bs* in Fig. 261, *A*) und ihre am meisten nach aussen liegenden Zellen (Scheitelzellen) theilen sich durch abwechselnd der Stammaxe zu- und abgeneigte Wände (seltener durch Querwände), während die Scheitellinie des Ringwalles sich immer mehr erhebt und so der Ringwall selbst zu einer das Stammende umhüllenden Scheide wird. Dieselbe Zellschicht, deren äusserste Zellen die Scheitellinie des Ringwalles darstellen, bildet im Innern der Scheide ein Theilungsgewebe, in welchem (was Rees übersehen hat) die Fibrovasalstränge der Blattscheide entstehen (vergl. Cap. 3, p. 141; 142). Die unteren Zellschichten des Segmentquirls wachsen nur wenig nach aussen und oben, theilen sich durch senkrechte, später lebhaft durch Querwände und liefern so das Gewebe des Internodiums, welches in das Blattgewebe continuirlich übergeht; eine innerhalb liegende senkrechte (hohlcylindrische) Schicht dieses Gewebes zeichnet sich durch zahlreiche Längstheilungen aus, sie bildet einen Meristemring (oder Verdickungs-

ring im Sinne Sanio's), in welchem die senkrecht absteigenden Fibrovasalstränge des Internodiums angelegt werden; die letzteren bilden die Verlängerungen der Stränge der Blattzipfel, mit denen sie, wie Fig. 117, Cap. 3 zeigt, in einem stumpfen Winkel zusammentreffen und dann bogenförmig zur Bildung gemeinsamer Stränge verschmelzen. Die ausserhalb dieses die Stränge erzeugenden Meristemringes liegenden Zellenschichten erzeugen die Rinde des Internodiums, zwischen ihren Zellen treten bald luftführende Interstitien auf. — Die unterste Zellschicht des Segmentquirls (der Stammquerscheibe) nimmt an diesen Vorgängen wenig Antheil (*ii'* in Fig. 261, *A*); sie bildet innerhalb des Stammes das bleibende Diaphragma zwischen den hohlen Internodien; die Aushöhlung derselben kommt dadurch zu Stande, dass die Markzellen jedes Segmentquirls nur anfangs dem Umfangs- und Längenwachsthum der Aussenzellen folgen, dann zu wachsen aufhören, vertrocknen und zerreissen, bis auf die erwähnten Querplatten an der Basis jeder Querscheibe (Internodium). — Auf der Scheitellinie des Ringwalles, der eine Blattscheide bildet, treten schon frühzeitig an mehreren regelmässig vertheilten Puncten die Anlagen der Blattzähne (Scheidenzähne) als Protuberanzen hervor, deren jede in ein oder zwei Scheitelzellen endigt (Fig. 262). Die Vermehrung der Anzahl dieser Zähne erfolgt wahrscheinlich durch Auftreten neuer zwischen den schon vorhandenen, möglicherweise aber auch durch sehr frühzeitige Gabelung der Letzteren. — Die Zahl der primären Blattzipfel ist nach Rees bei verschiedenen Arten verschieden; da sie aber bei E. scirpoides und bei den ersten dünnsten Sprossen der Keimpflanzen überhaupt (Hofmeister) immer zu Dreien auftreten, was den drei Segmenten eines Umlaufs entspricht, so dürfte dies die typische Zahl sein. Es tritt aber hier noch ein Moment hinzu, welches auf eine ebenfalls schon frühzeitig eintretende Störung der ursprünglichen morphologischen Verhältnisse der Stammspitze hinweist; diess ist das Alterniren der Blattquirle; da die Segmente der Scheitelzelle ursprünglich nach $1/3$ Divergenz angeordnet sind, also in drei senkrechten geraden Reihen liegen, und die homologen Segmente der aufeinander liegenden Segmentumläufe senkrecht übereinander liegen, so könnte das Alterniren der Quirle nicht zu Stande kommen, wenn nicht in den Querscheiben selbst schon frühzeitig eine geringe Verschiebung seitlich stattfände, eine Verschiebung, welche der halben Divergenz der Zähne eines Quirls gleichkommt. Eine seitliche Verschiebung der freien Blattscheide würde nicht ausreichen, weil mit der Anordnung der alternirenden Blattquirle die Anordnung der Fibrovasalstränge und der ganzen inneren Organisation der Internodien zusammenhängt und gleich jenen in den successiven Internodien alternirt.

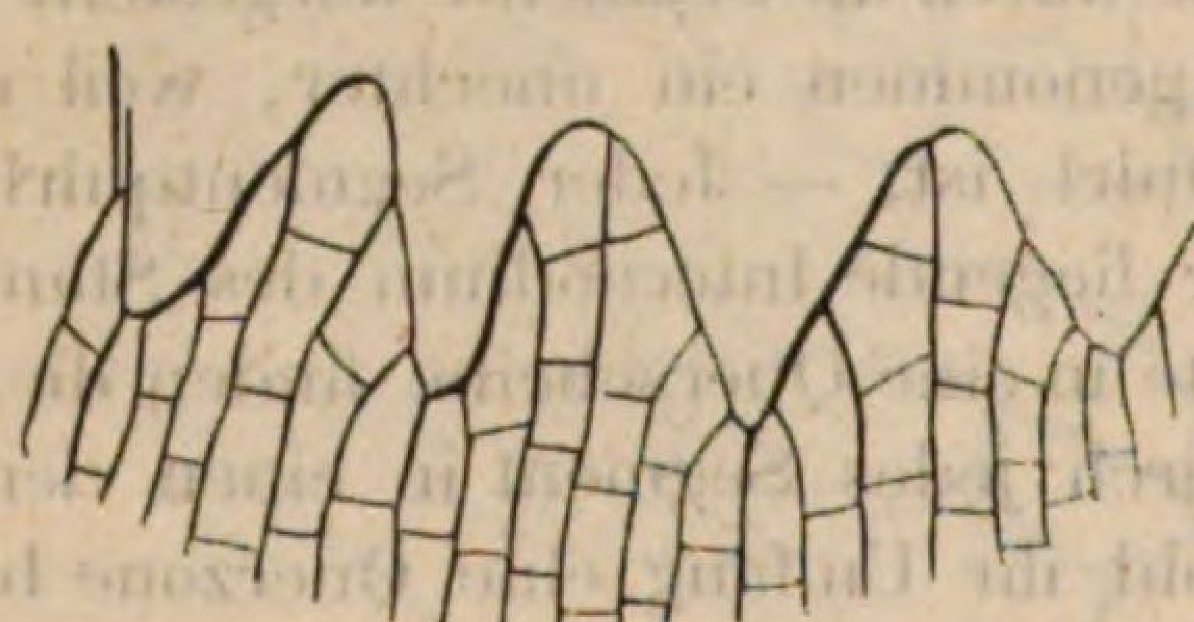


Fig. 262. Aussenansicht dreier Gipfel einer sehr jungen Blattscheide von Equisetum Telmateja.

Die Equiseten sind die einzige Pflanzenclasse, deren V e r z w e i g u n g ausschliesslich auf der Bildung e n d o g e n e r Seitenknospen beruht. Sie entstehen im Gewebe der jüngsten Blattwülste, schon lange vor der Differenzirung der Fibrovasalstränge an den Stellen, welche senkrecht unter dem Winkel zwischen je zwei Scheidenzähnen liegen, mit diesen also alternirend. Der morphologische

Ort ihrer Entstehung ist noch nicht genau präcisirt; wahrscheinlich ist es eine Zelle derjenigen Schicht des Segmentquirls, welche auch den Fibrovasalsträngen den Ursprung giebt, aus welcher sich eine Knospe entwickelt. Hofmeister zeigte zuerst, dass jede Knospe aus e i n e r Zelle des inneren Gewebes hervorgeht, und wenn ich selbst auch keine einzelligen Zustände gesehen habe, so fand ich doch Zweiganlagen, die erst aus zwei bis vier Zellen bestanden; sie zeigten, dass schon die ersten drei Theilungen der Zweigmutterzelle nach drei Richtungen so geneigt sind, dass dadurch sofort eine dreiseitig pyramidale Scheitelzelle zu Stande kommt; die ersten drei Theilungen bilden die ersten drei Segmente. Seitliche Knospen der Rhizome von E. Telmateja und arvense im Spätherbst oder zeitigen Frühjahr längs durchschnitten, zeigen gewöhnlich alle Entwickelungsgrade der endogenen Knospen; nachdem sie mehrere Blattwülste gebildet haben, ihr Scheitel von einer festen Scheidenhülle bedeckt ist, durchbrechen sie, während der Stamm, auf dem sie sitzen, über die Erde tritt, die Basis der Blattscheiden. Sie können auch längere Zeit ruhen, wie der Umstand zeigt, dass Knospen hervorbrechen, wenn die unterirdischen Knoten aufstrebender Stämme dem Lichte ausgesetzt werden. Man darf annehmen, dass der Anlage nach immer so viel Knospen wie Scheidenzähne vorhanden sind; an den aufrechten Laubstämmen von E. Telmateja, arvense u. a. gelangen sie auch sämmtlich zur Ausbildung, sie erzeugen die dünnen, zahlreichen, grünrindigen Belaubungssprosse dieser Arten; bei anderen Arten ist die Zweigentwickelung spärlicher, manche, wie E. hyemale, bilden gewöhnlich gar keine oberirdischen Seitensprosse, wohl aber, wenn die Endknospe des Halmes beschädigt wird, wo dann der nächstuntere Knoten aussprosst. An den Rhizomen treten sie meist nicht als vollzählige Quirle hervor, sondern zu zwei bis drei, dafür aber desto kräftiger, um entweder neue Rhizome oder aufstrebende Stämme zu bilden. Da in den erstgenannten Fällen die Anlegung der Knospen in streng acropetaler Folge, der Blattbildung entsprechend fortschreitet, so darf man annehmen, dass in solchen Fällen, wo die Sprossen erst später durch zufällige

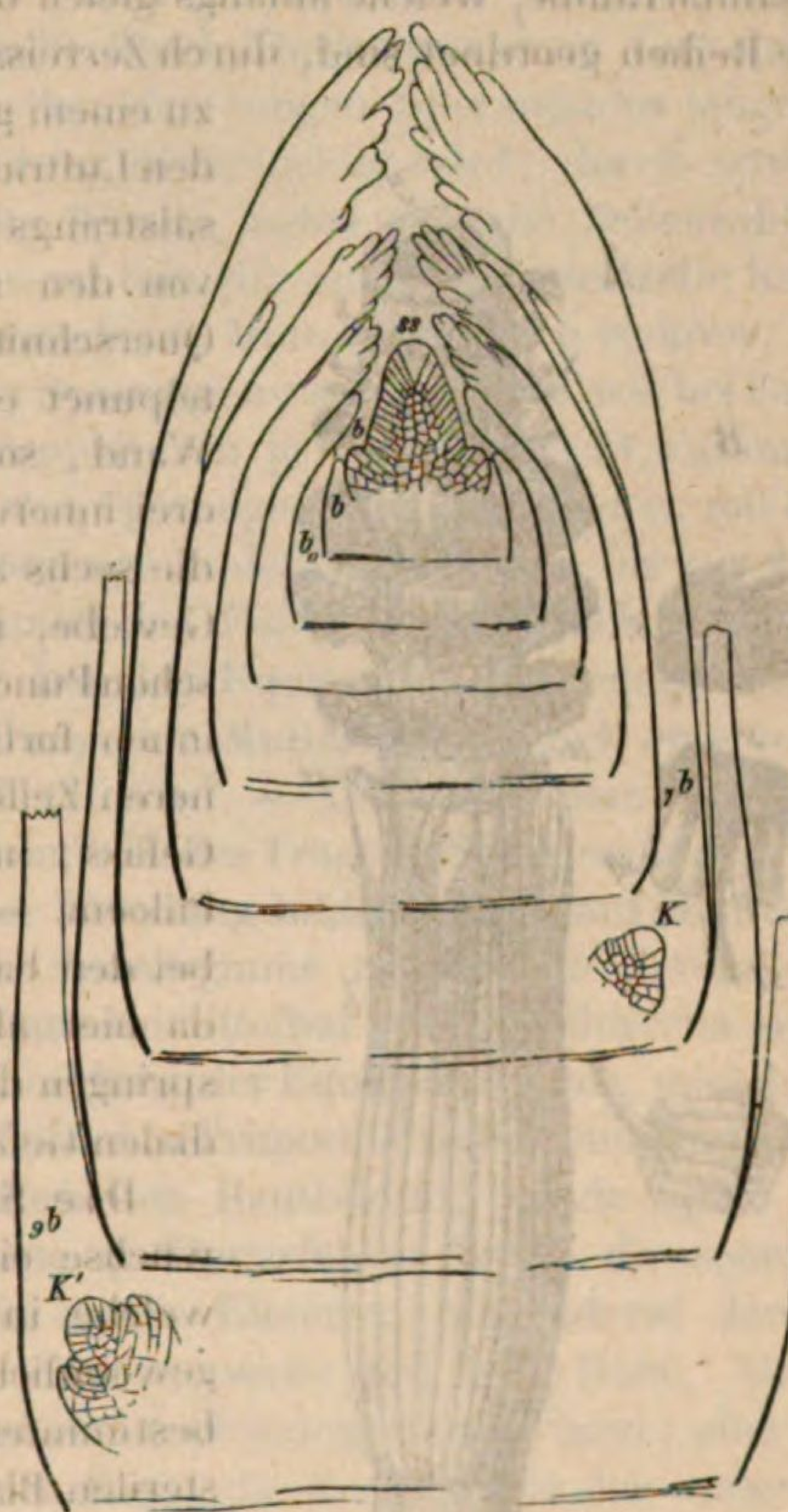


Fig. 263. Längsschnitt durch eine unterirdische Knospe von Equisetum arvense; *ss* Scheitelzelle des Stammes; *b* bis $_9b$ die Blätter; *K*, *K'* zwei Knospen; die Querlinien im Stamm deuten die Lage der Diaphragmen an.

Verhältnisse hervorgelockt werden, ihre Knospen im Innern bis dahin geruht haben.

Die Wurzeln entstehen typisch in Quirlen, je eine unmittelbar unter einer Knospe, doch kommen auch sie nicht immer zur Entwickelung, können aber selbst an oberirdischen Knoten durch Feuchtigkeit und Dunkelheit hervorgelockt werden (Duval-Jouve). Ihre Entwickelung wurde von Nägeli und Leitgeb studirt (l. c.); sie gleicht in allen frühesten Stadien wesentlich der der Farnwurzeln, erst bei der Differenzirung der Gewebe treten einige Unterschiede auf: die Rinde differenzirt sich in eine innere und eine äussere Schicht; jene bildet luftführende Intercellularräume, welche anfangs gleich den Zellen selbst in radiale und concentrische Reihen geordnet sind, durch Zerreissen der Zellen vereinigen sie sich später zu einem grossen, den Fibrovasalstrang umgebenden Luftraum. Bei der Ausbildung des Fibrovasalstrangs der Wurzel (vergl. Farne) theilen sich von den sechs primären Zellen desselben (im Querschnitt gesehen) zunächst die drei den Mittelpunct erreichenden durch je eine tangentiale Wand, so dass die Gefässbündelanlage nun aus drei inneren und sechs äusseren Zellen besteht; die sechs äusseren Zellen erzeugen ein cambiales Gewebe, in welchem von meist zwei peripherischen Puncten ausgehend die Gefässbildung nach innen fortschreitend beginnt; eine der drei inneren Zellen bildet zuletzt ein weites centrales Gefäss; im Umfang des Gefässbündels entsteht Phloëm. — Die Verzweigung der Wurzeln ist wie bei den Farnen streng monopodial und acropetal, da hier aber ein »Pericambium« fehlt, so entspringen die Seitenwurzeln dicht an den primordialen Gefässen (vergl. Farne).

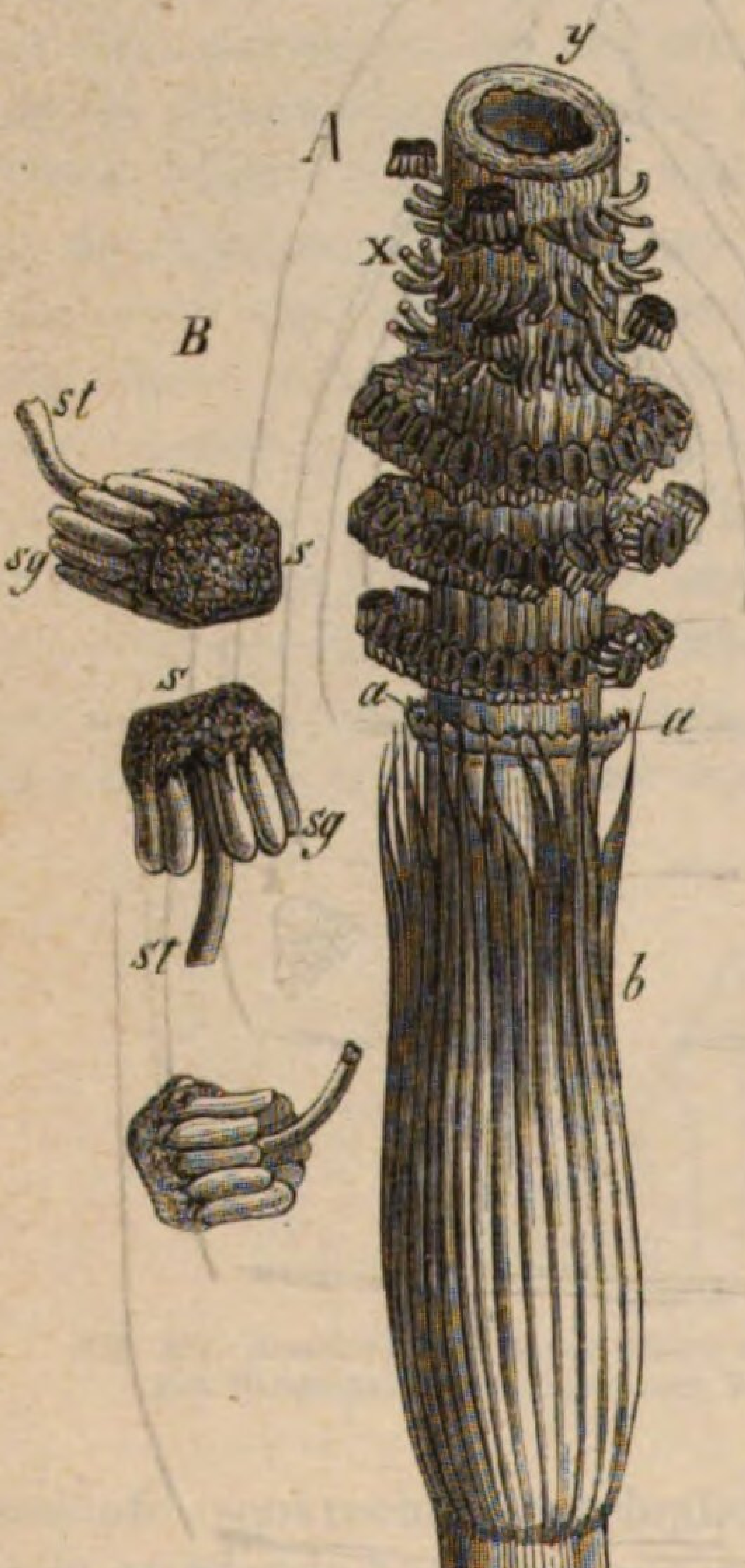


Fig. 264. Equisetum Telmateja. *A* der obere Theil eines fertilen Stengels mit der unteren Hälfte der Aehre (nat. Gr.); *b* Blattscheide, *a* der sogen. Ring (Hochblatt); *x* die Stiele abgeschnittener Sporangialblätter, *y* Querschnitt der Aehrenspindel. — *B* Schilder (Sporangialblätter) in verschiedenen Lagen, wenig vergr.: *st* der Stiel, *s* der Schild, *sg* die Sporangien.

Die Sporangien der Equiseten sind Auswüchse eigenthümlich metamorphosirter Blätter, welche in meist zahlreichen Quirlen am Gipfel gewöhnlicher oder speciell zu diesem Zwecke bestimmter Sprosse auftreten. Ueber der letzten sterilen Blattscheide der fertilen Axe wird zunächst eine unvollkommen ausgebildete Blattscheide, der Ring (*a*), ein den Hochblättern der Phanerogamen ungefähr entsprechendes Gebilde, erzeugt; der Ring ist bald mehr, bald weniger blattartig entwickelt; über ihm werden nun, wie bei der gewöhnlichen Blattbildung der Equiseten in acropetaler Folge Ringwülste unter dem fortwachsenden Sprossende angelegt, die aber nur wenig vorspringen; den Zähnen gewöhnlicher Blattscheiden entsprechend tritt aus jedem dieser Wülste eine grössere Zahl von Protuberanzen hervor; so entstehen mehrere, dicht übereinander liegende Wirtel halbkugeliger Her-

vorragungen, die, an ihrem äusseren Theil stärker in die Dicke wachsend, sich gegenseitig drücken und so (da die Wirtel alterniren) sechsseitig werden, während das Basalstück jeder Portuberanz dünner bleibt und den Stiel des sechsseitigen Schildes darstellt. Die Aussenfläche der Schilder ist zur Axe (Spindel des Fruchtstandes) tangential; auf der Innenseite, der Axe zugekehrt, entstehen die Sporangien zu fünf bis zehn auf einem Schild. Jedes Sporangium entwickelt sich nach Hofmeister aus e i n e r oberflächlichen Zelle durch wechselnd geneigte Scheidewände zu einem stumpfen Wärzchen, in welchem bald eine innere grössere Zelle als Urmutterzelle der Sporen, zunächst umgeben von einer Wandzellenschicht kenntlich wird. Während jene Centralzelle durch Theilungen einen Gewebecomplex bildet, treten in den Wandungszellen des jungen Sporangiums tangentiale Theilungen auf, durch welche die Wandung dreischichtig wird; durch senkrecht zur Oberfläche des Sporangiums gestellte Wände mehrt sich die Zellenzahl auch in Richtung der Wandoberfläche. Während nun die aus der Centralzelle hervorgegangenen, bis dahin gewebeartig verbundenen Mutterzellen sich isoliren, lösen sich die beiden inneren Zellschichten der Sporangienwand (ähnlich wie bei Farnen) auf; die Mutterzellen der Sporen, in Gruppen von je vier oder acht zusammenhängend, schwimmen nun frei in einer den Sporangiensack erfüllenden, mit Körnchen durchstreuten Flüssigkeit. Die Vorgänge in den Mutterzellen bis zur Anlage der Sporen wurden schon im ersten Capitel bei Fig. 10 ausführlich geschildert; es wurde schon dort gezeigt, wie auch bei den Equiseten, dem entsprechenden Vorgang der Farne analog, die Viertheilung der Mutterzellen durch eine vorhergehend angedeutete Zweitheilung eingeleitet wird. — Das reife Sporangium öffnet sich durch einen Längsriss auf seiner dem Stiel des Trägers (Schildes) zugekehrten Seite. Die sehr dünnwandigen Zellen der Wandung bilden vorher auf der Rückenseite schraubige an der Bauchseite des Sporangiums ringförmige Verdickungsleisten, die nach Duval-Jouve bei E. limosum unmittelbar vor der Dehiscenz ausserordentlich schnell entstehen. — Die Ausbildung der Equisetensporen, nachdem sie durch Viertheilung ihrer Mutterzellen als nackte Primordialzellen entstanden sind, zeigt die Eigenthümlichkeit einer wiederholten Hautbildung. Jede Spore bildet zunächst eine äussere nicht cuticularisirte quellungsfähige Haut, die später, in zwei Schraubenbänder aufreissend, die sogen. Elateren (Schleudern) darstellt; bald darauf erscheinen nach einander noch eine zweite und dritte Haut. Alle drei liegen anfangs dicht aufeinander, wie Schichten (Schalen) e i n e r Haut; aber schon jetzt hebt sich, wenn die Spore in Wasser liegt, die äussere von den anderen ab (Fig. 265. *B*), indem sie stärker als diese quillt. Auch an der ganz frischen, eben in destillirtes Wasser gelegten Spore sind die drei Häute leicht zu unterscheiden (*A*), indem die äussere (1) farblos, die zweite (2) hellblau, die dritte (3) gelblich erscheint (E. limosum). Bei weiterer Entwickelung hebt sich die äussere Haut wie ein weites Hemd von dem Körper der Spore ab (*C*, *d*, *e*) und zugleich treten nun die ersten Anzeichen der Elaterenbildung auf. Der optische Längsschnitt zeigt, dass die schraubigen Verdickungsbänder dieser Haut nur durch sehr schmale, sehr dünne Hautstellen getrennt sind (*D* und *E*); diese dünnen Streifen verschwinden endlich ganz und die dickeren Partien treten (in trockener Umgebung) als zwei Schraubenbänder auseinander; diese beiden Bänder bilden im aufgerollten Zustand ein vierarmiges Kreuz, sie sind in der Mitte vereinigt, und an dieser Stelle der zweiten Haut angeheftet; diese Stelle ist es wahrscheinlich, die man

schon an der unreifen Spore in Form einer nabelartigen Verdickung bei *n A*, *B* erkennt. Die ausgebildeten Elateren lassen eine äussere, sehr dünne cuticularisirte Schicht erkennen, sie sind ungemein hygroskopisch und rollen sich in feuchter Luft um die Spore, beim Austrocknen rollen sie sich wieder auf; wenn diess rasch wechselt (z. B. bei leisem Anhauchen der unter dem Mikroskop liegenden Sporen) so gerathen die Sporen vermöge der Krümmungen der Elateren in lebhafte Bewegung. — Lässt man Sporen, deren äussere Haut noch nicht in die Elateren gespalten ist, die entsprechenden Differenzirungen aber schon erkennen lässt (*D*, *E*) in Glycerin längere Zeit liegen, so zieht sich die Spore von ihrer dritten Haut umgeben bedeutend zusammen, während die zweite cuticularisirte Haut sich, faltenwerfend, von ihr abhebt. Die dritte Haut differenzirt sich in eine äussere, körnelige, cuticularisirte (das Exospor) und eine innere Zellstoffschicht (Endospor). Nach Hofmeister (Jahrb. f. wiss. Bot. III, 289) können auch diese beiden als besondere Häute getrennt werden.

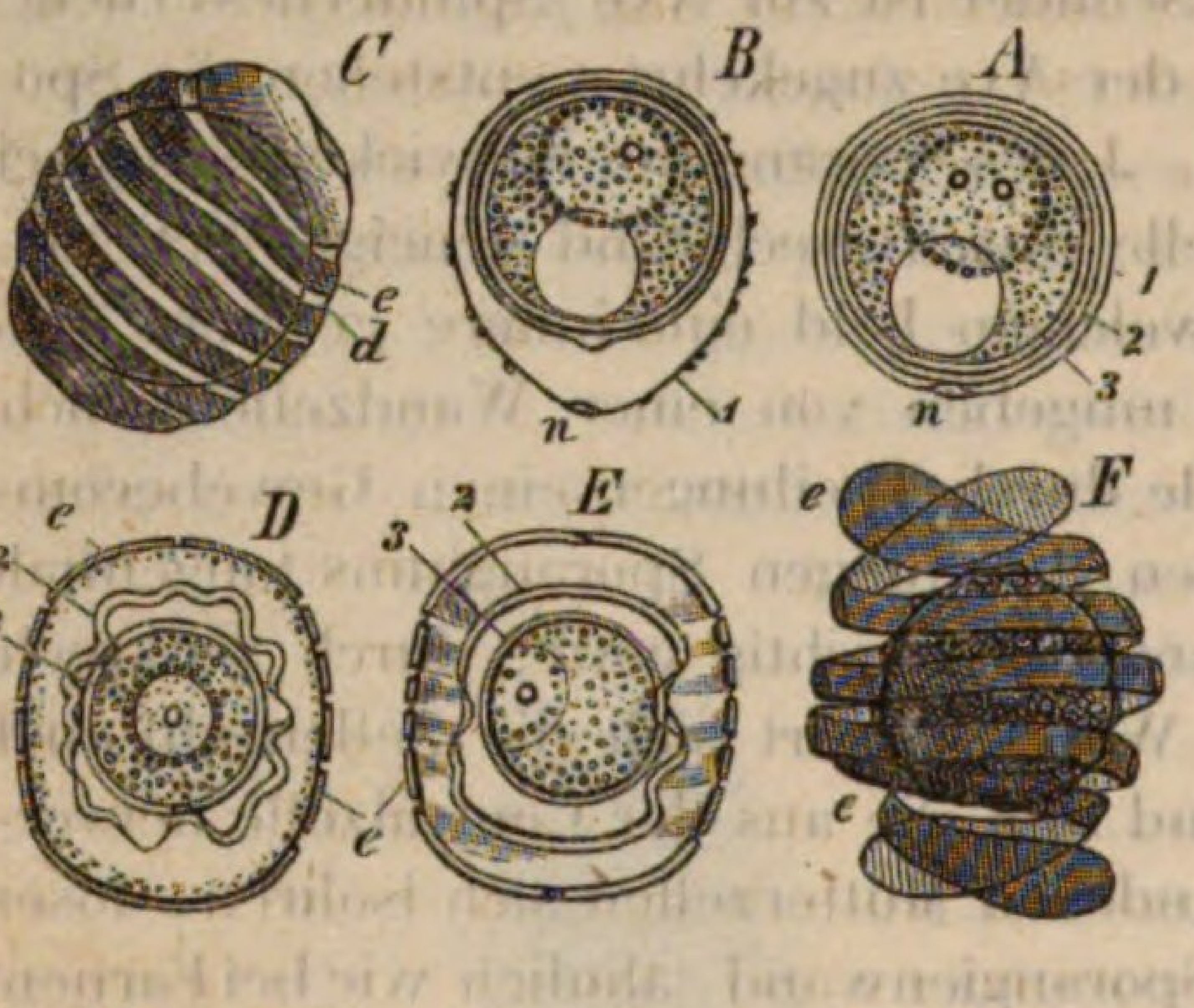


Fig. 265. Ausbildung der Sporen von Equisetum limosum (800). *A* unreife Spore mit drei Häuten frisch in Wasser; *B* dieselbe nach zwei bis drei Minuten in Wasser, die äussere Hautschicht hat sich abgehoben; man sieht neben dem Zellkern eine grosse Vacuole; *C* beginnende Elaterenbildung an der äusseren Haut *e* (*e* = 1 in Fig. *A* u. *B*); *D*, *E* ähnliches Entwickelungsstadium im optischen Durchschnitt nach zwölfstündigem Liegen in Glycerin, *e* die Elateren bildende Haut, 2 und 3 die von einander abgehobenen inneren Häute; *F* die äussere Haut in schraubige Elateren zerspalten, diese durch Chlorzinkjod schön blau gefärbt.

Ueber die Systematik der Schachtelhalme ist hier wenig zu sagen, da alle jetzt lebenden Formen einander hinreichend nahe stehen, um in eine einzige Gattung (Equisetum) zusammengefasst zu werden; selbst die Equiseten früherer geologischer Zeitalter, die Calamiten, zeigen in dem Wenigen, was von ihrer Organisation noch kenntlich ist, die grösste Uebereinstimmung mit den jetzt lebenden Formen. Einige der wichtigeren Verschiedenheiten der Arten werden noch unten erwähnt.

Der Habitus der Equiseten ist wie ihre morphologische Natur scharf umschrieben; bei allen perennirt der Pflanzenstock durch unterirdisch kriechende Rhizome, aus denen sich jährlich senkrecht aufstrebende Sprosse über die Erdoberfläche erheben, um dort meist nur während einer Vegetationszeit, seltener während mehrerer Jahre auszudauern; die Sporangienstände erscheinen entweder am Gipfel dieser zugleich die Assimilation vermittelnden Axen, oder an besonderen fertilen Sprossen die, wenn sie chlorophyllfrei und unverzweigt sind, nach der Sporenaussaat absterben (E. arvense, Telmateja) oder nur den fertilen Gipfel abwerfen und sich dann wie vegetative Sprosse verhalten (E. sylvaticum, pratense). Die fruchtbaren Axen entwickeln sich aus den unterirdischen Internodien der vegetativen aufrechten Axen; sie verharren, während des Sommers, wo diese entfaltet sind, unter der Erde im Knospenzustand, entwickeln aber ihren Fruchtstand schon während dieser Zeit, entweder so weit, dass im nächsten Frühjahr einfach die Streckung und Aussaat stattzufinden braucht (E. arvense, pratense, Telmateja u. a.) oder die Aehren erlangen erst im Frühjahr nach der Streckung der sie tragenden Axen ihre volle Ausbildung (E. limosum). Die Tracht der oberirdischen Sprosse wird vorzugsweise durch die Zahl und Länge der quirlständigen, meist sehr dünnen Seitenzweige bestimmt; bei manchen, wie E. trachyodon,

ramosissimum, hyemale, variegatum fehlen sie für gewöhnlich ganz, bei anderen, wie palustre, limosum, sind sie ziemlich spärlich, bei wieder anderen endlich, wie E. arvense, Telmateja, sylvaticum, in grosser Fülle entwickelt. Die Höhe dieser Laubstengel ist bei unseren Arten meist 1—3 Fuss, bei E. Telmateja, wo die aufstrebende Axe der sterilen Sprosse chlorophyllfrei, farblos ist, erreicht diese 4—5 Fuss Höhe bei etwa $1/2$ Zoll Dicke, während die schlanken Belaubungszweige auch hier kaum $1/2$ Linie dick werden; die höchsten Stämme treibt E. giganteum in Südamerika, sie werden bis 36 Fuss hoch, aber nur etwa Daumens dick und durch benachbarte Pflanzen in aufrechter Stellung erhalten; die Calamiten wurden wohl eben so hoch und bis zu einem Fuss dick. — Die Rhizome kriechen meist in einer Tiefe von 2—4 Fuss unter der Oberfläche und verbreiten sich über Flächenräume von 10—50 Fuss Durchmesser, doch werden sie auch in viel grösserer Tiefe gefunden; sie bewohnen gern nassen, kiesigen oder lehmigen Grund; ihre Dicke wechselt von 1—2 Linien bis zu $1/2$ Zoll und mehr. Die Oberfläche der Rhizominternodien ist bei manchen Arten (E. Telmateja, sylvaticum u. a.) mit einem Filz von braunen Wurzelhaaren bedeckt, der auch die Blattscheiden selbst der unterirdischen Theile aufstrebender Stengel überzieht, ein Verhalten, welches an die Farne erinnert; bei anderen, wie E. palustre und limosum, ist die Oberfläche glatt, glänzend, bei noch anderen matt. Die Riefen und Rillen der oberirdischen Stengel sind an den unterirdischen meist wenig entwickelt, zuweilen sind die Rhizome drehrund; die Centralhöhle der Internodien fehlt hier zuweilen; die Lacunen der Fibrovasalstränge (Carinalhöhlen) und im Rindenparenchym (Vallecularhöhlen) sind hier immer vorhanden; durch sie wird den unterirdischen Organen die nöthige Luft von der Oberfläche aus zugeführt, die in dem meist sehr bindigen Boden fehlt. — So wie die Fruchtstände, werden auch die Verzweigungen der Laubstengel schon im vorhergehenden Jahr in der unterirdischen Knospe ganz oder doch zum grössten Theil angelegt, so dass im Frühjahr nur die Streckung der Internodien der aufstrebenden Axe und die Entfaltung der dünnen Seitenzweige stattzufinden braucht, was besonders bei E. Telmateja leicht zu verfolgen ist; alle wichtigeren Zellbildungen und die morphologisch entscheidenden Vorgänge finden bei diesen Pflanzen also unterirdisch statt; die oberirdische Entfaltung hat hauptsächlich nur den Zweck der Sporenaussaat und der Assimilation durch die chlorophyllreiche Rinde der Laubtriebe am Licht. Die rasche Streckung der aufrechten Stengel im Frühjahr wird wohl vorzugsweise durch die blosse Verlängerung der schon angelegten Internodialgewebezellen bewirkt, doch kommt auch dauerndes intercalares Wachsthum der Internodien und zwar an deren Basis innerhalb der Scheiden vor; dort bleiben die Gewebe oft lange Zeit jugendlich und bei E. hyemale schieben sich die noch kurzen Internodien mit hellerer Farbe nach überstandenem Winter aus den Blattscheiden hervor, um so mehr, je kürzer sie vor dem Winter waren.

Besondere Organe für vegetative Propagation, wie bei den Moosen, finden sich bei den Equiseten ebenso wenig wie bei den Farnen; dafür ist aber jedes Rhizomstück und die unterirdischen Internodien aufstrebender Stämme zur Production neuer Stöcke geeignet. Bei manchen Arten schwellen einzelne unterirdische Sprosse zu eirunden (E. arvense) oder birnförmigen (E. Telmateja), etwa haselnussgrossen Knollen an; sie kommen nach Duval-Jouve auch bei E. palustre, sylvaticum, littorale vor, sind aber bei anderen (pratense, limosum, ramosissimum, hyemale, variegatum) noch nicht beobachtet. Die Knolle wird durch starkes Dickenwachsthum eines Internodiums erzeugt, an dessen Ende die Stammknospe sitzt, diese kann wiederholt knollige Internodien bilden, so dass die Knollen perlschnurförmig werden, oder einfach als Rhizom auswachsen, oder es bildet sich zuweilen ein mittleres Internodium eines Rhizoms knollig aus. Das Parenchym dieser Knollen ist mit Stärke und anderen Nahrungsstoffen erfüllt, sie können, wie es scheint, lange ruhen und bei günstiger Gelegenheit neue Stöcke bilden.

Von den Gewebeformen der Equiseten ist vorzugsweise das Hautsystem und das Grundgewebe mannigfaltig ausgebildet; die Fibrovasalstränge, die bei den Farnen so dick und zumal in ihrem Xylemtheil so hoch organisirt sind, erscheinen bei den Equiseten weniger

begünstigt, sie sind dünn, die Verholzung (wie bei vielen Wasser- und Sumpfpflanzen) im Xylemtheil sehr gering; die Festigkeit des Baues wird hier vorzugsweise durch das Hautsystem mit seiner hochausgebildeten Epidermis und die subepidermalen Faserstränge bewirkt. Das Folgende bezieht sich zunächst auf die Internodien; die Blattscheiden verhalten sich in ihrem unteren und mittleren Theil meist ähnlich, an den Zipfeln wird die Gewebebildung abweichender und einfacher.

Die Epidermiszellen sind in Richtung der Internodialaxe meist langgestreckt und in Längsreihen geordnet, deren Glieder mit queren oder wenig schiefen Wänden auf einander treffen; die Grenzwände benachbarter Zellen sind häufig undulirt. Die Epidermis der unterirdischen Internodien ist fast immer frei von Spaltöffnungen und besteht entweder aus dickwandigen oder dünnwandigen, meist braunwandigen Zellen, die bei manchen Arten, wie Telmateja und arvense, in zarte Wurzelhaarschläuche auswachsen. Die Epidermis der hinfälligen fertilen Stengel der obengenannten Arten ist der der Rhizome ähnlich, sie ist ohne Spaltöffnungen, ähnlich verhält sich auch der sterile aufrechte, farblose Stamm von E. Telmateja. Bei allen übrigen oberirdischen (mit Chlorophyllgewebe versehenen) Internodien und Blattscheiden (so wie auf der Aussenfläche der Schilder) bildet die Epidermis zahlreiche Spaltöffnungen, die immer in den Rillen, niemals auf den Riefen liegen und in einzelne oder dicht neben einander liegende Längsreihen geordnet sind; auf den Riefen sind die Epidermiszellen lang, in den Rillen zwischen den Spaltöffnungen kürzer. Sämmtliche Zellen, auch die der Spaltöffnungen sind an ihren Aussenwänden stark verkieselt, sehr häufig zeigen sie auf der Aussenfläche Protuberanzen von mannigfaltiger Form, die ebenfalls und zwar besonders stark verkieselt sind; diese Protuberanzen gleichen feinen Körnchen oder Buckeln, Rosetten, Ringen, Lappen, Querbändern, Zähnen und Stacheln; auf den Schliesszellen finden sich derartige Prominenzen meist in Form von Leisten, rechtwinkelig zum Porus verlaufend. Die Schliesszellen werden gewöhnlich von den benachbarten Epidermiszellen theilweise überragt. Die fertige Spaltöffnung erscheint aus zwei Paar übereinander liegender Schliesszellen gebildet; nach Strassburger entstehen diese vier Zellen aus einer Epidermiszelle und liegen anfangs in einer Querreihe neben einander; erst später werden die beiden inneren (die eigentlichen Schliesszellen) von den beiden äusseren, die stärker wachsen, einwärts gedrückt und von ihnen überragt. — Unter der Epidermis sowohl der Rhizome als aufrechten Stämme und Belaubungssprosse derselben sind (mit Ausnahme der hinfälligen Fruchtträger) Stränge oder Schichten, fester, dickwandiger Zellen (subepidermale Gewebe) bei den Equiseten allgemein verbreitet; in den Rhizomen bilden sie eine continuirliche mehrschichtige Lage braunwandigen Sclerenchyms, in den oberirdischen Internodien sind sie farblos und vorzugsweise in den vorspringenden Riefen stark entwickelt.

Das Grundgewebe der Internodien besteht der Hauptmasse nach aus einem farblosen, dünnwandigen Parenchym, welches in den Rhizomen, hinfälligen Fruchtträgern (und dem farblosen sterilen Stamme von E. Telmateja) allein vorkommt; die grüne Färbung der übrigen Sprossen wird bewirkt durch 1—3schichtige Lagen chlorophyllhaltigen Parenchyms (dessen Zellen quer liegen). Dieses grüne Gewebe liegt vorzugsweise innerhalb der Rillen, entsprechend den Spaltöffnungen an der Oberfläche derselben, und bildet auf dem Querschnitt meist bandartige, aussen concave Figuren; in den dünnen Belaubungszweigen wo die Riefen zuweilen einen sternförmigen Umriss des Querschnitts bewirken (arvense), überwiegt das chlorophyllhaltige Gewebe. — Die Lacunen, welche mit den Rillen auf denselben Radien liegen, entstehen im Grundgewebe durch Auseinanderweichen zum Theil durch Zerreissung der Zellen, sie können in den dünnen Belaubungszweigen fehlen.

Die Fibrovasalstränge sind auf dem Querschnitt der Internodien (und Blattscheiden) in einen Kreis gestellt, je einer auf demselben Radius mit einer Riefe der Oberfläche, zwischen den Lacunen der Rinde, oder der Axe näher liegend. In der Spindel des Fruchtstandes, wo die Diaphragmen fehlen, verlaufen sie ebenso und biegen in die Stiele der Schilder einzeln (wie in die Blattzipfel) aus. Die Stränge eines Sprosses sind unter einander sämmtlich parallel, jeder Strang entsteht aus der Verschmelzung zweier Schenkel, einer

derselben gehört der Blattscheide an und bildet sich in der Mittellinie eines Zahnes derselben von unten nach oben, der andere Schenkel bildet sich im Internodium selbst von oben nach unten; an dem Winkel, wo beide Schenkel zusammentreffen, beginnt in beiden die Gefässbildung um in den entgegengesetzten Richtungen fortzuschreiten; das untere Ende jedes Stranges geht durch zwei seitliche Commissuren zu den beiden nächsten mit ihm alternirenden Bündeln des nächst unteren Internodiums (vergl. Cap. 3, 142, Fig. 117); die Equiseten haben also »gemeinsame« Stränge. — Im Querschnitt ähneln dieselben den Fibrovasalsträngen der Monocotylen, zumal der Gräser; die zuerst gebildeten, der axilen Seite angehörigen Ring-, Schrauben- oder netzartigen Gefässe, sammt den zartwandigen zwischen ihnen liegenden Zellen werden später zerstört, an ihrer Stelle bleibt eine den Fibrovasalstrang auf seiner axilen Seite durchziehende Lacune übrig; rechts und links von dieser, nach aussen hin liegen einige nicht sehr weite netzartig verdickte Gefässe; radial nach aussen, vor der Lacune, liegt der Phloëmtheil des Stranges, aus einigen weiten Siebröhren und engen Cambiformzellen, an der Peripherie aus einigen dickwandigen, engen, bastähnlichen Zellen gebildet. Diese Gewebeformen sind umhüllt von einem prosenchymatischen Gewebe. — Eine sogen. Gefässbündelscheide umgiebt entweder (nach den Species verschieden) den einzelnen Strang oder umläuft continuirlich den Kreis der sämmtlichen Stränge.

Classe 9.

Die Ophioglosseen [1]).

1) G e s c h l e c h t s g e n e r a t i o n. Das Prothallium ist bisjetzt nur bei Ophioglossum pedunculosum und bei Botrychium Lunaria bekannt; in beiden Fällen entwickelt es sich unterirdisch, ist es chlorophyllfrei und stellt es einen parenchymatischen Gewebekörper dar, der bei der erstgenannten Art nach Mettenius zuerst die Form eines kleinen runden Knöllchens besitzt, aus welchem später ein cylindrisch wurmförmiger, unterirdisch aufrecht wachsender Spross sich entwickelt, der sich nur selten spärlich verzweigt und an der Spitze durch eine einzige Scheitelzelle fortwächst; wenn das Ende über den Boden hervortritt und ergrünt, so wird es lappig und hört auf zu wachsen; das Gewebe dieses Prothalliums ist in einen axilen Strang von gestreckteren und eine Rinde von kürzeren Parenchymzellen differenzirt, die Oberfläche mit Wurzelhaaren bekleidet; bei einem Querdurchmesser von $^1/_2$—$1\,^1/_2$ Linien erreicht es eine Länge von zwei Linien bis zu zwei Zollen. — Das Prothallium von Botrychium Lunaria ist nach Hofmeister eine eiförmige Masse festen Zellgewebes, deren grösster Durchmesser nicht über eine halbe Linie, oft noch viel weniger beträgt (Fig. 266 *A*); aussen lichtbraun, innen gelblich weiss, allseitig mit spärlichen, mässig langen Wurzelhaaren besetzt. — Diese Prothallien sind monöcisch, jedes erzeugt zahlreiche Antheridien und Archegonien, die über seine ganze Oberfläche ziemlich gleichmässig vertheilt sind, bei O. ped. mit Ausnahme des primären Knöllchens; bei Botrychium trägt die der Bodenoberfläche zugekehrte Seite vorzugsweise Antheridien. — Die A n t h e r i d i e n sind Höhlungen in dem Gewebe des Prothalliums, äusserlich von wenigen Zell-

1) Mettenius: Filices horti botanici Lipsiensis. Leipzig, 1856. p. 119. — Hofmeister: Abhandl. d. königl. Sächs. Ges. d. Wiss. 1857. p. 657.

schichten bedeckt, und bei Ophioglossum nur wenig vorgewölbt; hier gehen die Mutterzellen der Spermatozoiden aus ein bis zwei Zellen des inneren Gewebes (von einer bis zwei Zelllagen aussen bedeckt) durch wiederholte Theilungen hervor; sie bilden eine, die Deckschichten nach unten wenig vortreibende Gewebe-



Fig. 266. Botrychium Lunaria: *A* Prothallium im Längsschnitt (50), *ac* ein Archegonium, *an* Antheridien; *w* Wurzelhaare. — *B* Längsschnitt des unteren Theils einer im September ausgegrabenen jungen Pflanze (20); *st* Stamm, *b*, *b′*, *b″* Blätter (nach Hofmeister).

masse rundlichen Umfangs und erzeugen, wie bei Botrychium, die Spermatozoiden, die denen der Polypodiaceen ähnlich geformt, aber grösser sind; sie treten durch eine enge Oeffnung der Antheridiumdecke heraus. — Die Archegonien scheinen sich in ähnlicher Weise wie die der anderen Gefässkryptogamen zu entwickeln; Mettenius sah bei Ophioglossum Zustände, wo dieselben aus zwei Zellen, einer oberflächlichen und einer darunter liegenden bestanden; diese wird nach ihm zur Centralzelle, jene liefert den Halstheil des Archegoniums, indem sie zunächst vier kreuzweise gelagerte Deckzellen der Centralzelle bildet, die dann durch Theilungen parallel der Oberfläche in vier verticale Reihen von je zwei oder mehr Zellen sich umbilden und so den Hals darstellen. Die die Centralzelle umgebende Bauchwand wird durch Theilungen der sie umgebenden Gewebezellen des Prothalliums gebildet. Der Bauch ist also auch hier vollständig eingesenkt und nur der meist sehr kurze Hals tritt über die Oberfläche hervor; seine vier Zellreihen erzeugen durch Auseinanderweichen ihrer axilen Kanten den Halscanal, der von der Centralzelle nach aussen fortschreitend entsteht. Bei Ophioglossum dringt nach Mettenius ein Fortsatz des Keimbläschens (Eies) in den unteren Theil des Halses ein. (Vergl. Salvinia.)

2) Sporenbildende Generation. Die ersten Theilungen der Eizelle sind nicht bekannt; die Orientirung des Embryos aber weicht, wie aus vorgerückteren Zuständen geschlossen wird, von der der Farne ab; Mettenius sagt, bei Ophioglossum pedunculosum wachse das der Prothalliumspitze zugekehrte Ende des Embryos zum ersten Blatte aus, das entgegengesetzte Ende liefere die erste Wurzel; abweichend von den Farnen sei die concave Oberseite des ersten Blattes dem Hals des Archegoniums zugewendet; auf der dem Grunde des Archegoniums zugekehrten Seite des Embryos liege aber trotzdem die Anlage des Stammes (die Mettenius als »ursprüngliche Anlage des Embryos« bezeichnet); diesen Angaben gegenüber giebt Hofmeister für Botrychium an: »Die Lage des Embryos zum Prothallium weicht weit ab von der bei Polypodiaceen und Rhizocarpeen vorkommenden; Botrychium schliesst in dieser Beziehung sich an diejenigen Gefässkrypto-

gamen an, deren Prothallium, gleich dem der Ophioglosseen, chlorophylllos ist (Isoetes, Selaginella). Der Vegetationspunct des Embryo liegt nahe dem Scheitelpuncte der Centralzelle des Archegoniums; die ersten Wurzeln entstehen unter ihm, nach dem Grunde des Archegonium hin«.

Die Wachsthumsverhältnisse der entwickelten Pflanze sind noch nicht mit der Sicherheit wie bei anderen Gefässkryptogamen ermittelt. Bei Ophioglossum vul-



Fig. 267. *A* Ophioglossum vulgatum; *B* Botrychium Lunaria, beide in natürl. Gr., *w* Wurzeln, *st* Stamm, *bs* Blattstiel, *x* die Stelle der Verzweigung des Blattes, wo die sterile Lamina *b* von der fertilen *f* sich trennt.

gatum und Botrychium Lunaria scheint der tief in der Erde verborgene aufrechte Stamm, der sehr langsam in die Länge wächst, sich niemals zu verzweigen; an den verhältnissmässig dicken Wurzeln kommen nur selten Verzweigungen vor, von denen es noch unbekannt ist, ob sie monopodial oder dichotomisch angelegt werden. — Das flache, von den Blattinsertionen umwallte Stammende ist tief in den Blattscheiden verborgen und zeigt bei Oph. vulgatum nach Hofmeister eine, von oben gesehen, dreiseitige Scheitelzelle. Die Blätter haben eine scheidenförmige Basis, und jedes jüngere ist in dem nächst älteren völlig eingeschlossen, wie Fig. 268 für Botrychium hinreichend zeigt; bei Ophioglossum werden die räumlichen

Verhältnisse am Stammende noch complicirter dadurch, dass schon frühzeitig aus den einander einschachtelnden Blattanlagen Ligulargebilde hervorgehen, die unter einander so verwachsen, dass jedes Blatt in eine Art Kammer eingeschlossen erscheint, die durch Verwachsung der Ligulartheile verschieden alter Blätter zu Stande kommt, was an ähnliche Verhältnisse bei Marattia erinnert. Diese Verwachsungen sind aber derart, dass am Scheitel jeder Kammer eine freie Oeffnung übrig bleibt; der Scheitel des Stammes ist daher durch einen engen Canal mit der Atmosphäre im Contact (Hofmeister).



Fig. 268. Längsschnitt durch den unteren Theil einer entwickelten Pflanze von Botrychium Lunaria: *st* Stamm, *g g'* die Fibrovasalstränge, *w* eine junge Wurzel, *s* Stammscheitel; *b*, *b'*, *b''*, *b'''* die vorhandenen vier Blätter, *b'''* in diesem Jahre entfaltet; *b'* zeigt die erste Andeutung der Verzweigung des Blattes, in *b''* ist diese schon weit vorgeschritten; *m* ist der Medianus der sterilen Lamina, die rechts und links schon ihre hier nicht sichtbaren Lacinien besitzt, *f* ist die fertile Lamina mit den jungen Auszweigungen, an denen die Sporangien sich bilden werden. (Ungef. 10mal vergr.).

Sobald die Pflanze ein gewisses Alter erreicht hat, trägt jedes Blatt einen Sporangienstand, der eine der axilen Seite des Blattes entspriessende Verzweigung desselben darstellt (bei Oph. palmatum bilden sich zwei oder mehr solcher »fertiler Segmente«). Bei der Gattung Ophioglossum ist sowohl der hintere (äussere) sterile, als auch der vordere fertile Zweig des Blattes unverzweigt oder nur gelappt (Oph. palmatum), bei der Gattung Botrychium sind beide wieder und zwar in parallelen Ebenen verzweigt (Fig. 267, *A* und *B*). Die frühere Annahme einer Verwachsung der beiden Blattstiele eines fertilen und eines sterilen Blattes wird durch die Entwickelungsgeschichte (Fig. 268) sofort beseitigt und würde zu sehr complicirten Annahmen von Astbildungen des Stammes hinführen, von denen nichts zu sehen ist; vielmehr zeigt die Entwickelung, wie Hofmeister zuerst nachwies, dass der Sporangienstand auf der Innenseite des Blattes hervorsprosst. Im entwickelten Zustand trennt sich der fertile Blattzweig von dem sterilen (grünen) entweder an dessen Laminarbasis ab, oder er entspringt aus der Mitte der Lamina (O. pendulum), oder die beiden Zweige des Blattes erscheinen bis tief hinab zur Insertion getrennt (O. Bergianum), oder endlich der Sporangienstand entspringt aus der Mitte des Blattstiels (Botrychium rutaefolium und dissectum).

D i e S p o r a n g i e n der Ophioglosseen sind von denen der Farne und Rhizocarpeen so grundverschieden, dass sie schon desshalb in keine dieser Classen eingereiht werden können; ob sie auch von denen der Equiseten und Lycopodiaceen ebenso sehr abweichen, wird die Entwickelungsgeschichte noch nachzuweisen haben. In dem einen Puncte, dass sie nämlich Blättern angehören, stimmen sie mit den Sporangien aller Gefässkryptogamen überein. Ihre Entwickelungsgeschichte

ist noch nicht hinreichend bekannt, aber aus den halbreifen Zuständen, die ich bei Botr. Lunaria und Oph. vulg. untersuchen konnte, geht hervor, dass die Sporangien nicht Erzeugnisse einzelner Epidermiszellen, wie bei Farnen und Rhizocarpeen sein können, dass sie vielmehr, ähnlich wie die Pollensäcke der Antheren vieler Angiospermen entstehen; jedes Sporangium ist bei Botrychium ein ganzer Blattlappen, dessen inneres Gewebe die Mutterzellen der Sporen liefert. — Ein Längsschnitt durch die unreife sogen. Aehre von O. vulgatum (Fig. 269) zeigt, dass die äussere Wandungsschicht der Sporangien eine continuirliche, mit Spaltöffnungen besetzte Fortsetzung von der Epidermis ist, die den ganzen fertilen Blattzweig überzieht; an den Stellen, wo später der seitliche Querriss an jedem Sporangium entsteht, sind diese Epidermiszellen radial gestreckt und die ganze Schicht bildet eine (anfangs kaum merkliche) Einkerbung. Die kugeligen Höhlungen, welche die Sporenmasse enthalten, sind dem Gewebe des Organs eingebettet, überall von dem Parenchym desselben umgeben; dieses ist auch auf der Aussenseite, wo später der Querriss entsteht, in einigen Schichten vorhanden; der mittlere Theil des Parenchyms ist von drei Fibrovasalsträngen durchlaufen, die unter sich in langen Maschen anastomosiren und zwischen je zwei Sporangienhöhlen einen Bündel quer aussenden. — Bei Botrychium sind diese Verhältnisse ähnlich, wenn man die einzelnen sporangientragenden Zweige der Rispe mit der Aehre der Ophioglossen vergleicht; an ihnen sitzen die Sporangien ebenso wie hier zweireihig und alternirend, nur treten sie mehr kugelig hervor, weil das Gewebe des Trägers zwischen je zwei Sporangien zurückweicht (contrahirt ist). — An Spiritusexemplaren findet man die jungen noch zu je vier zusammenhängenden Sporen beider Gattungen in einer farblosen, körnigen, geronnenen Gallertmasse eingebettet, die offenbar im Leben der Flüssigkeit gleicht, in welcher die Sporen der übrigen Gefässkryptogamen vor der Reife schwimmen; die Sporen sind tetraedrisch, bei Botrychium schon in der Jugend mit knopfartigen Vorsprüngen auf dem cuticularisirten Exosporium.

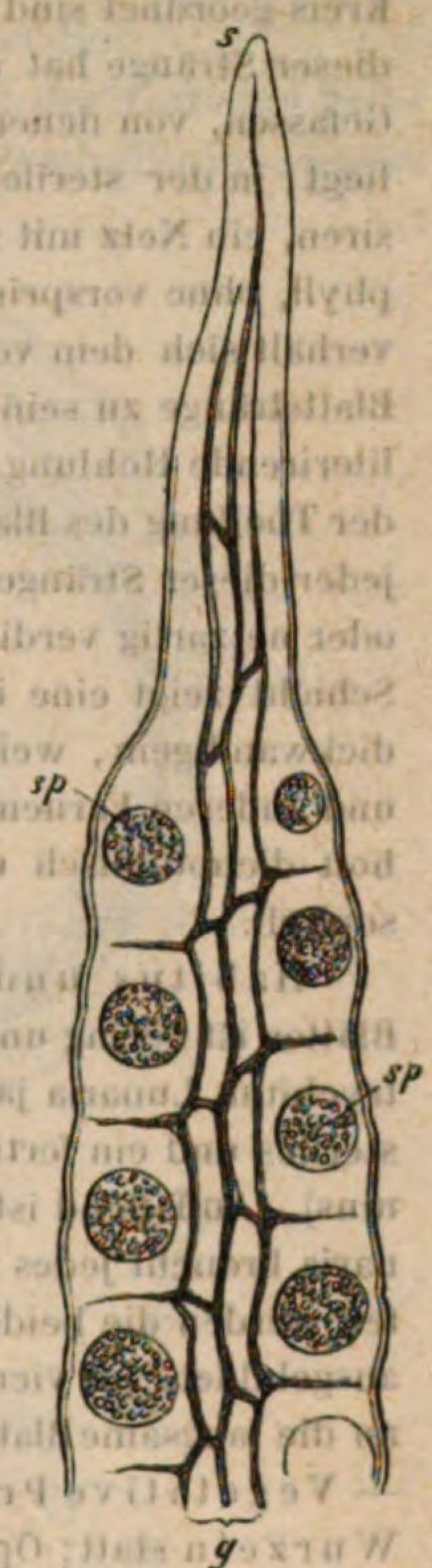


Fig. 269. Längsschnitt des oberen Theils der fertilen Lamina von Ophioglossum vulgatum; *s* deren freie Spitze, *sp* die Sporangienhöhlungen, bei *r* die Stelle, wo diese quer aufreissen; *g g g* die Fibrovasalstränge. (etwa 10mal vergr.).

Unter den Gewebeformen der Ophioglosseen ist das parenchymatische Grundgewebe vorherrschend; es besteht zumal im Blattstiel aus langen, fast cylindrischen, dünnwandigen, saftreichen Zellen mit geraden Querwänden und grossen Intercellularräumen; in der Lamina sind die Letzteren bei Oph. vulgatum sehr gross, das Gewebe schwammig. Das Hautgewebe bei Ophioplossum vulgatum und Botrychium Lunaria besitzt nirgends subepidermale Schichten, eine wohl ausgebildete Epidermis mit zahlreichen Spaltöffnungen auf der Ober- und Unterseite der Blätter überzieht unmittelbar die äusseren Schichten des Grundgewebes. — Die Fibrovasalstränge von Ophioglossum vulgatum bilden im Stamm, an welchem die Blätter nach $^2/_5$ spiralig geordnet sind, nach Hofmeister ein hohlcylindrisches Netz, von dessen Maschen je eine einem Blatte entspricht und diesem die Blattstränge aus ihrem Scheitelwinkel abgiebt; häufig wandelt sich das ganze die Maschen des Netzes erfül-

lende Gewebe in Treppengefässe um, so dass dann der Stamm auf beträchtliche Strecken einen geschlossenen Hohl-Cylinder von solchen zeigt, oder es geschieht dies nur auf einer Seite. Der Blattstiel wird von 5—8 dünnen Strängen durchlaufen, die auf dem Querschnitt in einen Kreis geordnet sind und zwischen denen das Grundgewebe weitere Lacunen bildet; jeder dieser Stränge hat auf seiner axilen Seite ein starkes Bündel von netzartig verdickten engen Gefässen, von denen auf der peripherischen Seite ein breites Bündel von Weichbast (Phloëm) liegt; in der sterilen Lamina verzweigen sich die dünnen Stränge vielfach und anastomosiren, ein Netz mit zahlreichen Maschen bildend; sie verlaufen im chlorophyllhaltigen Mesophyll, ohne vorspringende Nerven zu bilden. — Der dünne Stamm von Botrychium Lunaria verhält sich dem vorigen ähnlich, seine Gefässstränge scheinen nur die unteren Ende der Blattstränge zu sein (vergl. Fig. 268); in jeden Blattstiel, der unten eine conische, oben obliterirende Höhlung besitzt treten zwei breite, bandartige Stränge ein, die sich oben, unter der Theilung des Blattes in die fertile und sterile Lamina, in vier schmälere Stränge spalten; jeder dieser Stränge besteht aus einem axilen breiten Bündel von Tracheiden (treppenförmig oder netzartig verdickt), welches von einer dicken Phloëmschicht rings umscheidet ist; diese Schicht zeigt eine innere Lage von engen Cambiformzellen, während die Peripherie von dickwandigem, weichen, bastähnlichen Prosenchym gebildet wird (ähnlich wie bei Pteris und anderen Farnen); in den Lacinien der sterilen Lamina spalten sich die Stränge wiederholt dichotomisch und verlaufen, ohne vorspringende Nerven zu biden, mitten im Mesophyll.

Habitus und Lebensweise. Die Zahl der jährlieh zum Vorschein kommenden Blätter ist gering und für die Species constant: so entfaltet Ophioglossum vulgatum und Botrychium Lunaria jährlich nur ein einziges Blatt, Botrychium rutaefolium jährlich zwei, ein steriles und ein fertiles; Ophioglossum pedunculosum entfaltet jährlich 2—4 Blätter (Mettenius). Auffallend ist die ungemein langsame Entwickelung der Blätter; bei Botrychium Lunaria braucht jedes vier Jahre, von denen es die drei ersten unterirdisch zubringt, im zweiten werden die beiden Zweige (die sterile und die fertile Lamina) angelegt, im dritten weiter ausgebildet, im vierten kommen sie erst über die Erde empor (Fig. 268), es erinnert dies an die langsame Blattbildung von Pteris aquilina; ähnlich ist es bei Ophioglossum vulgatum. — Vegetative Propagation findet bei Ophioglossum durch Adventivknospen aus den Wurzeln statt; Ophioglossum pedunculosum ist insofern monocarpisch, als es nach Production fertiler Blätter in der Regel abstirbt, es erhält sich aber perennirend durch die Wurzelknospen (Hofmeister). — Die meisten Arten werden nur, von der Stammbasis bis zur Blattspitze gerechnet, 5—6 Zoll hoch, einzelne fusshoch, Botrychium lanuginosum in Indien soll nach Milde drei Fuss hoch werden, das Blatt ist hier drei- bis vierfach gefiedert, der Stiel enthält 10—17 Bündel.

Classe 10.

Die Rhizocarpeen [1]).

1) Die geschlechtliche Generation der Rhizocarpeen entwickelt sich aus zweierlei Sporen; die kleinen Sporen erzeugen mittelbar oder unmittelbar

1) G. W. Bischoff: Die Rhizocarpeen und Lycopodiaceen. (Nürnberg 1828). — W. Hofmeister: Vergl. Untersuchungen. 1851. p. 103. — Derselbe: Ueber die Keimung der Salvinia natans (Abh. d. k. Sächs. Ges. d. Wiss. 1857. p. 665). — Pringsheim: Zur Morphologie der Salvinia natans (Jahrb. f. wiss. Bot. III. 1863). — J. Hanstein: Ueber eine neuholl. Marsilia (Monatsber. der Berliner Akad. 1862). — Derselbe: Befruchtung und Entwickelung der Gattung Marsilia (Jahrb. f. wiss. Bot. IV. 1865.). — Derselbe: Pilulariae globuliferae generatio cum Marsilia comparata (Bonn 1866). — Nägeli und Leitgeb: Ueber Entstehung und Wachsthum der Wurzeln bei den Gefässkryptogamen (Berichte der bayerischen Akad. der Wissensch. 1866. 15. December).

die Spermatozoiden, sind also männlichen Geschlechts; die grossen, welche jene an Masse um das Mehrhundertfache übertreffen, erzeugen ein kleines Prothallium, welches sich von ihnen niemals trennt und ein oder mehrere Archegonien bildet; die Macrosporen können daher selbst als weiblich bezeichnet werden.

Die Entwickelung der Spermatozoiden wird bei der Gattung Salvinia durch die Bildung eines sehr rudimentären, männlichen Prothallium einge-

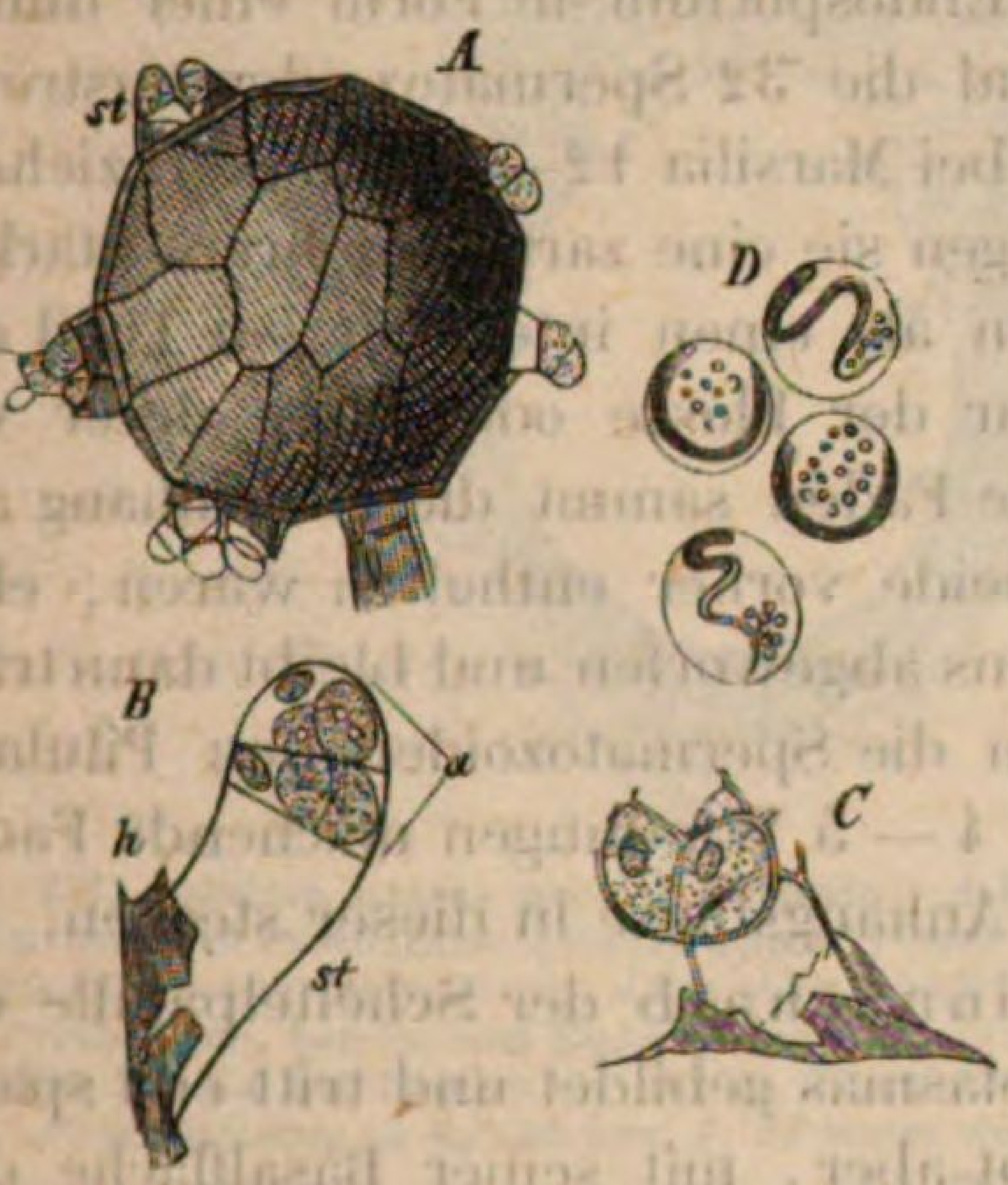


Fig. 270. Salvinia natans: *A* ein ganzes Microsporangium mit durchbrechenden Microsporenschläuchen *st*, etwa 100mal vergr. — *B* einer dieser Schläuche *st* aus der Microsporangienhülle *h* hervortretend und ungefähr 200mal vergr.; *a* das Antheridium noch geschlossen. — *C* Schlauch mit entleertem Antheridium. — *D* Spermatozoiden (580). (nach Pringsheim).

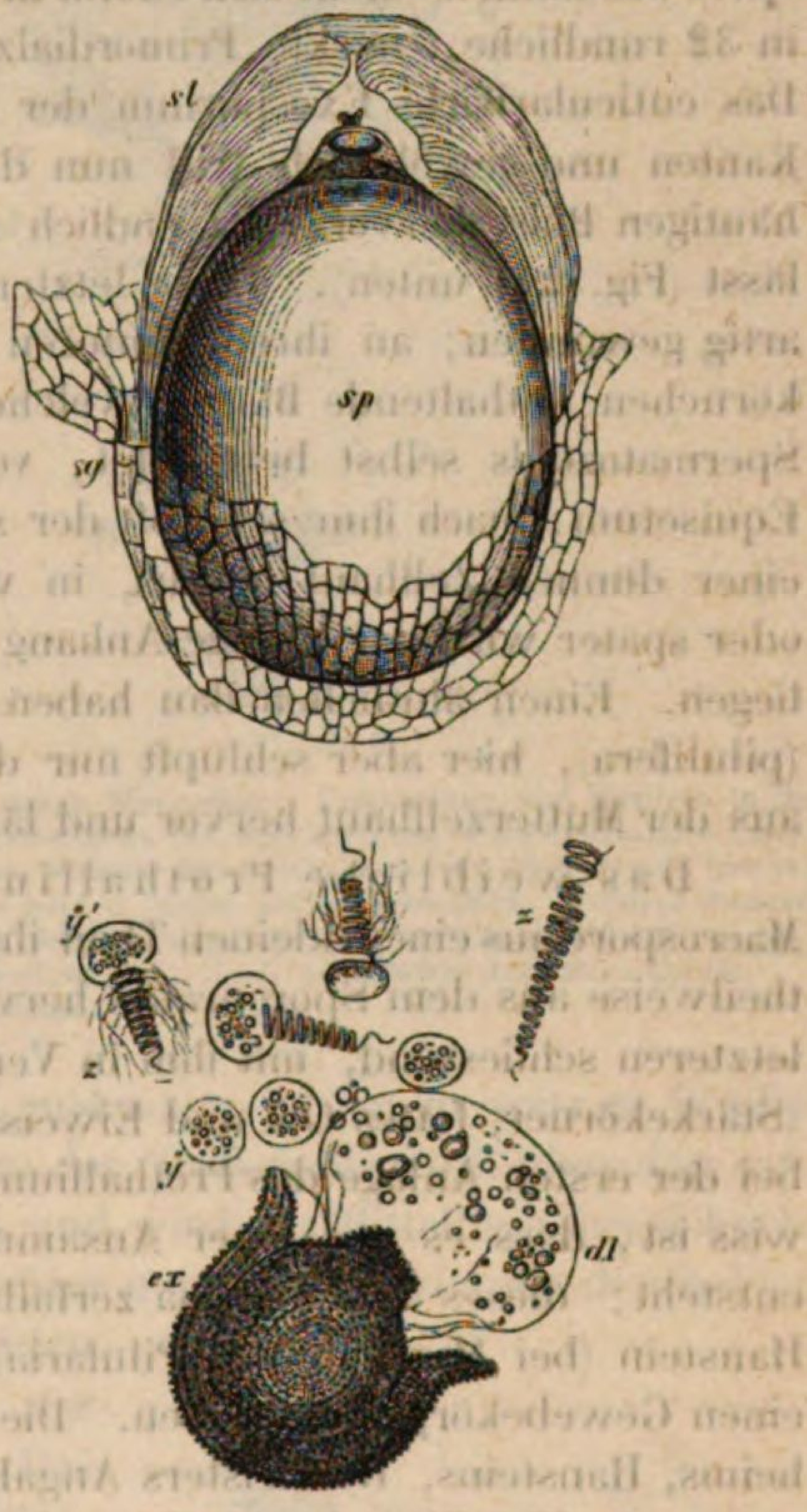


Fig. 271. Marsilia salvatrix; die obere Figur: Macrospore *sp* mit ihrer Schleimhülle *sl* und der im Trichter derselben emporragenden Scheitelpapille, in dieser ein breiter gelblicher Tropfen; *sg* die zerrissene Wand des Macrosporangium. (Vergr. etwa 30mal). — Untere Figur: geplatzte Microspore nach Entleerung der Spermatozoiden; *ex* das Exosporium, *dl* das ausgetretene Endosporium, Körnchen enthaltend; *z z* die schraubigen Körper der Spermatozoiden, *y y* deren Blasen mit Stärkekörnchen. Die Gallerthülle der Microspore ist nicht mehr vorhanden, ihr Exosporium zeigt nicht die hier fälschlicher Weise angedeutete Anordnung der Protuberanzen (550).

leitet. Die Microsporen liegen hier in einer, das ganze Microsporangium erfüllenden Masse körnigen, verhärteten Schleims eingebettet und werden nicht entleert; jede von ihnen treibt aber aus ihrem Endosporium einen Schlauch, der den Schleim und die Wandung des Sporangiums durchbohrt und an seinem gekrümmten Ende eine Querwand bildet (Fig. 270 *A* und *B*); die so erzeugte Endzelle des Schlauchs theilt sich nochmals durch eine schiefe Wand, worauf in den beiden Zellen (die Pringsheim zusammen als Antheridium bezeichnet) das Protoplasma sich zusammenzieht und durch wiederholte Zweitheilung in je vier rundliche Primordialzellen zerfällt, deren jede ein Spermatozoid bildet; ausserdem bleibt in

jeder der beiden Zellen ein kleiner Theil des Inhalts träge liegen. Durch je einen Querriss werden die Antheridienzellen geöffnet, sie klappen auf und entlassen ihre Spermatozoiden. Der schraubiggewundene Körper des Spermatozoides liegt in einem Bläschen, welches er nach Pringsheim, selbst während des Schwärmens nicht verlässt. — Bei Marsilia und Pilularia wird der Inhalt der Microspore unmittelbar zur Bildung der Spermatozoiden verwendet; nach Auflösung der Stärkekörner zieht sich der Protoplasmakörper in der Microspore zusammen, theilt sich zuerst in zwei, dann durch wiederholte Zweitheilungen in 32 rundliche, nackte Primordialzellen, deren jede ein Spermatozoid liefert. Das cuticularisirte Exosporium der Microspore öffnet sich nun längs seiner drei Kanten und gewöhnlich tritt nun das ganze Endosporium in Form einer dünnhäutigen Blase hervor, die endlich zerreissend die 32 Spermatozoiden austreten lässt (Fig. 271 unten). Diese letzteren sind bei Marsilia 12—13mal korkzieherartig gewunden; an ihrem hinteren Ende tragen sie eine zarte, mehrere Stärkekörnchen enthaltende Blase, welche Hanstein als einen integrirenden Theil des Spermatozoids selbst betrachtet, vergleichbar der Flosse oder Blase derer von Equisetum; nach ihm schlüpft der schraubige Faden sammt diesem Anhang aus einer dünnen Zellhaut heraus, in welcher beide vorher enthalten waren; eher oder später wird der blasige Anhang des Fadens abgeworfen und bleibt dann träge liegen. Einen ähnlichen Bau haben nach ihm die Spermatozoiden von Pilularia (pilulifera), hier aber schlüpft nur der, etwa 4—5 Windungen machende Faden aus der Mutterzellhaut hervor und lässt seine Anhangsblase in dieser stecken.

Das weibliche Prothallium wird innerhalb der Scheitelpapille der Macrospore aus einem kleinen Theil ihres Protoplasmas gebildet und tritt erst später theilweise aus dem Sporenraum hervor, bleibt aber, mit seiner Basalfläche den letzteren schliessend, mit ihm in Verbindung, um die dort angehäuften Nährstoffe (Stärkekörner, fettes Oel und Eiweissstoffe) auszunutzen. Die einzelnen Vorgänge bei der ersten Anlage des Prothalliums sind noch in mancher Hinsicht unklar; gewiss ist, dass es aus einer Ansammlung von Protoplasma im Raum der Papille entsteht; dieses Protoplasma zerfällt alsbald in mehrere Zellen, die sich nach Hanstein (bei Marsilia und Pilularia) erst später mit Häuten bekleiden und so einen Gewebekörper darstellen. Die weiteren Vorgänge glaube ich nach Pringsheims, Hansteins, Hofmeisters Angaben verglichen mit meinen eigenen Beobachtungen an Marsilia salvatrix kurz dahin zusammenfassen zu können, dass der Gewebekörper des Prothalliums zu einer gewissen Zeit in der Scheitelpapille der Macrospore völlig eingeschlossen ist, oben bedeckt von den Hautschichten des Sporenscheitels selbst, unten und innen abgeschlossen gegen den Sporenraum durch eine Zellhautlamelle, welche wie ein Diaphragma quer ausgespannt ist und sich im Umfang an das Endosporium ansetzt. — Durch das weitere Wachsthum des Prothalliums werden die Hautschichten der Papille oben zerrissen, der Rücken des Prothalliums tritt hervor in den Raum, den die äusseren dicken Hautschichten der Macrospore hier frei lassen (in den Trichter), und später wölbt sich das Diaphragma convex nach aussen, wodurch das Prothallium noch weiter nach aussen geschoben wird. Diess einstweilen zur Orientirung über die Lage des Prothalliums zur Macrospore (Man vergl. die Figurenerklärungen weiterunten).

Das Prothallium von Salvinia natans erreicht eine weit beträchtlichere Grösse als das der beiden anderen genannten Gattungen, es ist chlorophyllreich

und bildet mehrere, selbst zahlreiche Archegonien in bestimmter Stellung. Nachdem es die Häute der Papille durchbrochen hat, erscheint es zwischen den drei Lappen des Exosporiums von oben gesehen dreiseitig; eine dieser Seiten ist die

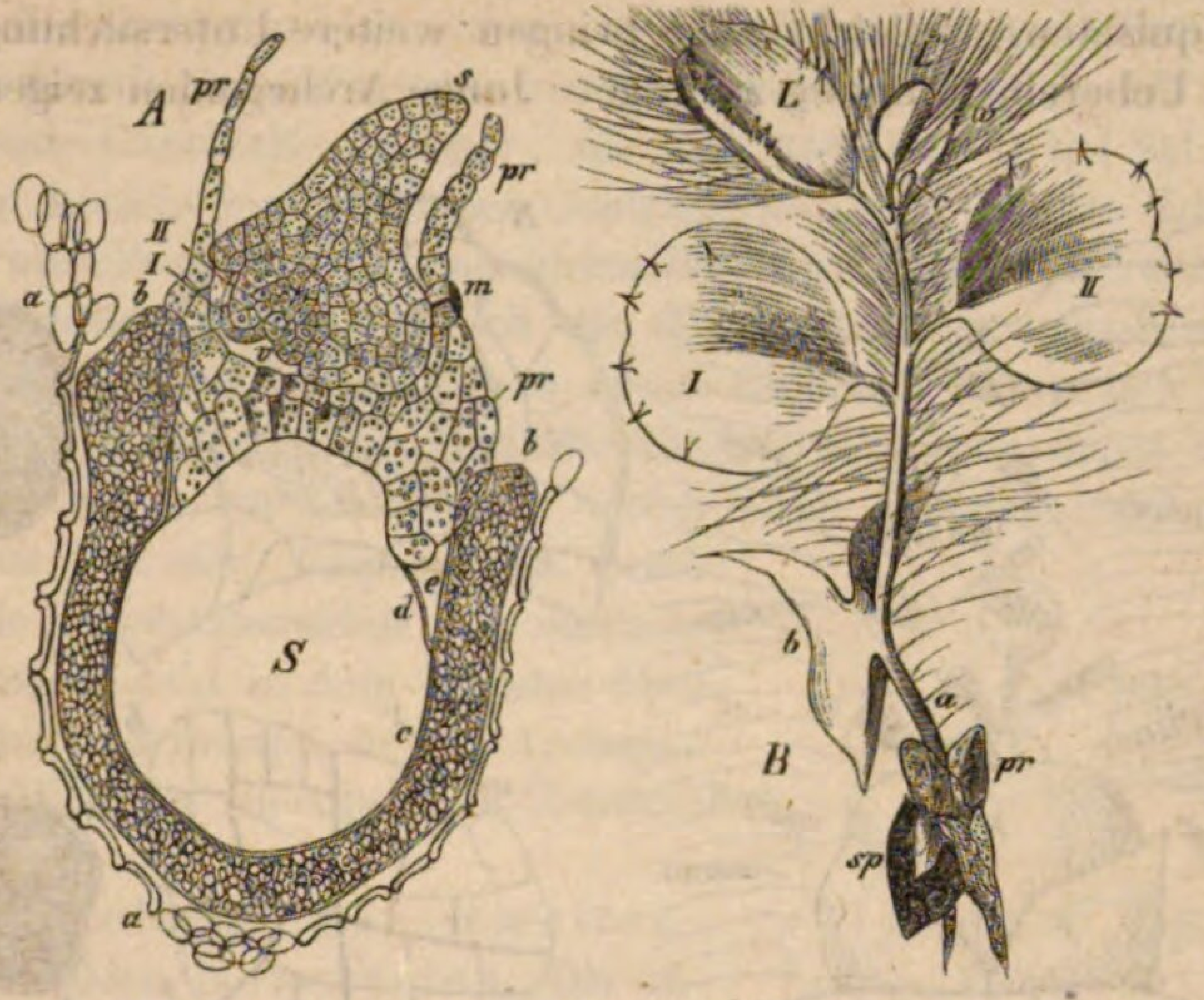


Fig. 272. Salvinia natans nach Pringsheim: *A* Längsschnitt durch Macrospore, Prothallium und Embryo in der Mittellinie des Prothallium geführt ungef. 70mal vergr.): *a* Zellschicht des Sporangiums, *b* Exosporium, *c* Endosporium, *e* dessen Fortsetzung, *d* das oben erwähnte Diaphragma, welcher das Prothallium vom Sporenraum trennt; *pr* Prothallium, bereits vom Embryo durchbrochen; *I*, *II* die beiden ersten Blätter desselben, *o* dessen Stammscheitel; *s* das Schildchen. — *B* eine ältere Keimpflanze mit der Spore *sp*, dem Prothallium *pr* (20mal vergr.): *a* das Stielchen, *b* Schildchen, *I*, *II* erstes und zweites einzelnes Blatt, *L*, *L'* Luftblätter des ersten Quirls, *w* dessen Wasserblatt.

Vorderseite, die beiden Hinterseiten treffen rückwärts in einem spitzen Winkel zusammen; eine Linie von hier aus zur Mitte der Vorderseite läuft über den sattelartig erhabenen Rücken des Prothalliums und wird als Mittellinie bezeichnet; die Vorderseite ragt höher empor als der Rücken und da, wo sie mit den beiden Hinterseiten zusammentrifft, wachsen die beiden Ecken später zu langen flügelartig neben der Macrospore hinabhängenden Fortsätzen aus. Das erste Archegonium erscheint auf der Mittellinie des erhabenen Rückens unmittelbar hinter der fortwachsenden Vorderseite des Prothalliums; dann treten ohne Ausnahme noch zwei Archegonien rechts und links neben jenen auf, so dass sie in einer der Vorderseite (Scheitellinie) parallelen Querreihe stehen. Wird eines dieser Archegonien befruchtet, so hat es damit sein Bewenden, geschieht es nicht, so wächst das Prothallium an seiner Vorderseite weiter und es werden noch 1—3 neue Querreihen von Archegonien erzeugt, deren jede 3—7 Archegonien enthalten kann. Die längliche Centralzelle jedes Archegoniums liegt schief im Gewebe des Pro-

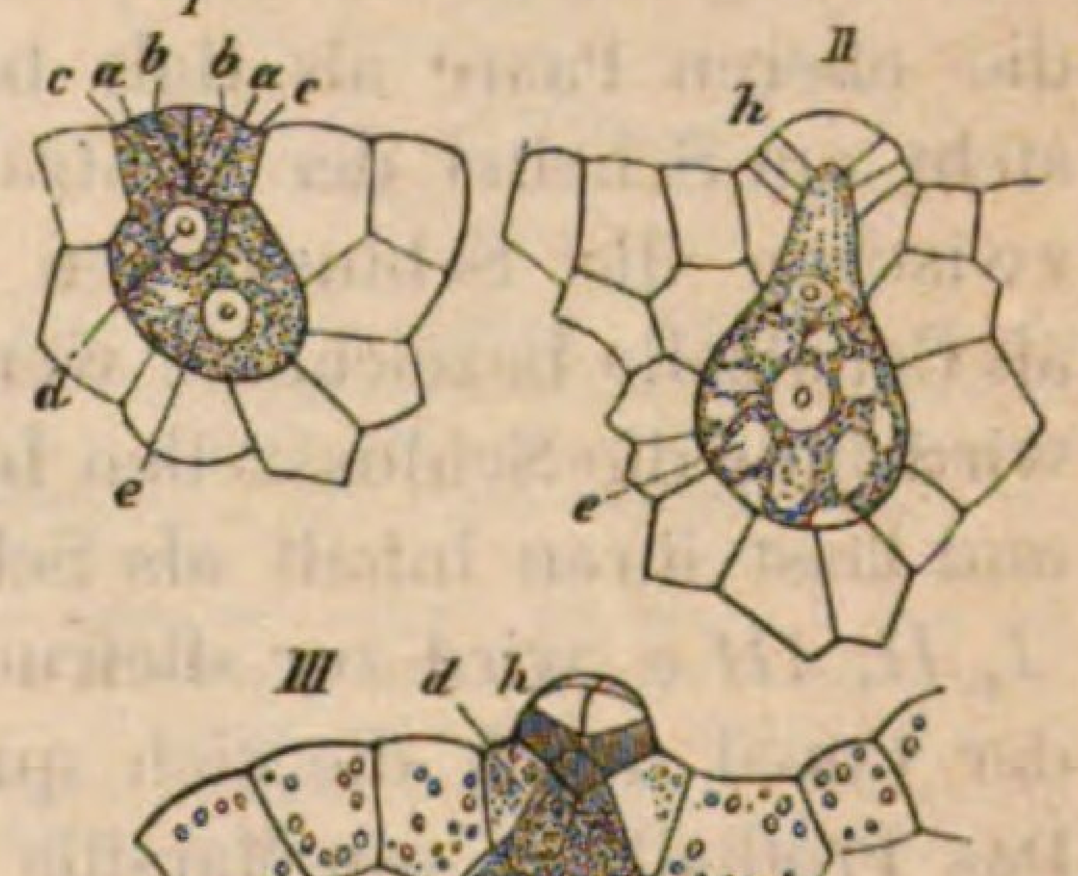


Fig. 273. Archegonienentwickelung von Salvinia natans nach Pringsheim. (150).

thalliums, so zwar, dass ihr äusseres (Hals-) Ende nach hinten sieht, ihr inneres, tieferes Ende der Vorderfläche zugekehrt ist; an dieser letzteren Stelle liegt später die Scheitelzelle des embryonalen Stammes. Nach Pringsheim, dem ich diese Angaben entlehne, weicht der Bau der Archegonien von Salvinia ab von dem der Farne und Equiseten, vielleicht aber bringen weitere Untersuchungen auch hier eine grössere Uebereinstimmung zu Tage. Junge Archegonien zeigen den Scheitel

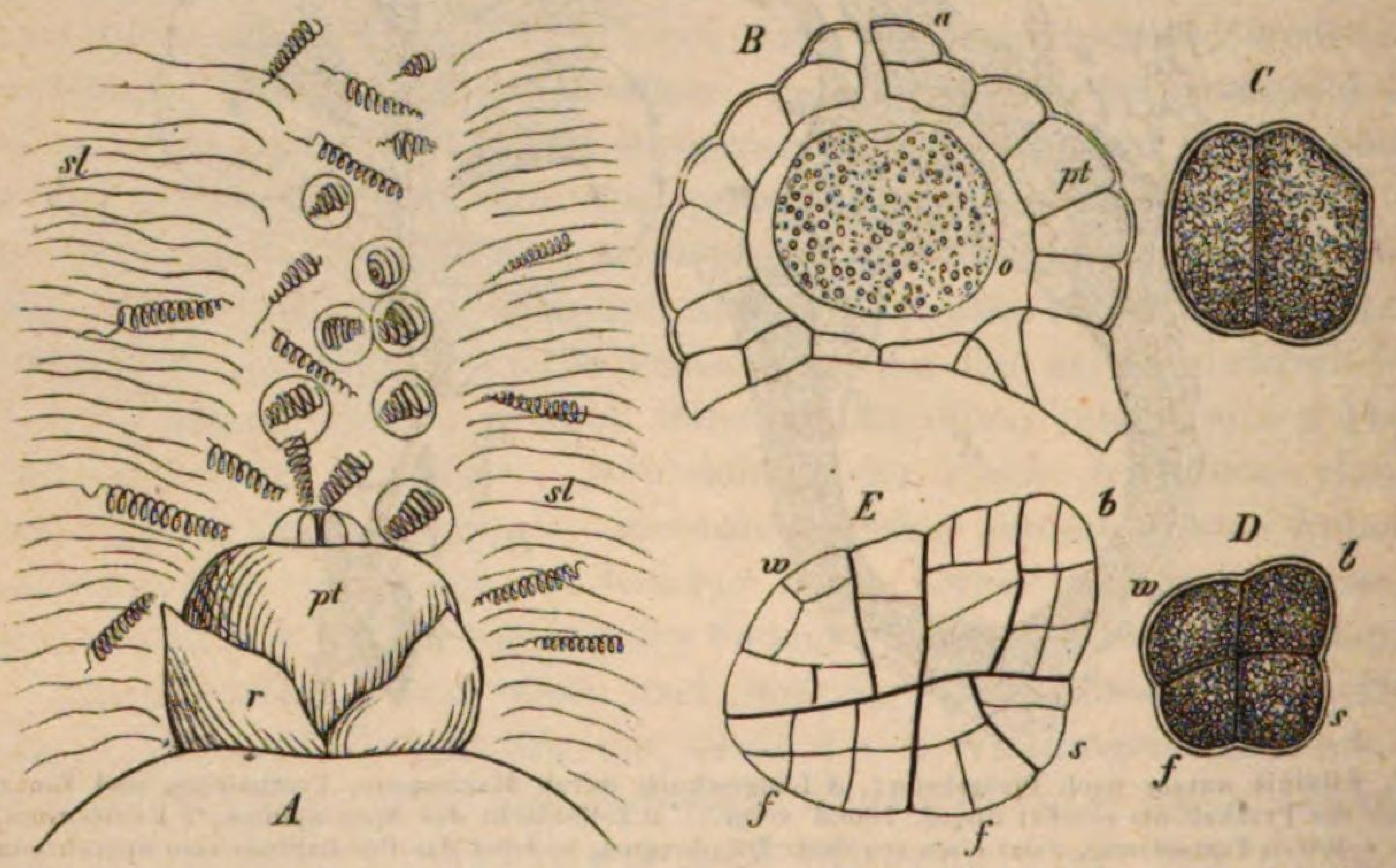


Fig. 274. **Marsilia salvatrix:** *A* das Prothallium *pt*, aus zerrissenen Hauttheilen *r* der Spore hervorragend, *sl* die den Trichter bildenden Schleimschichten mit zahlreichen Spermatozoiden. — *B—E* nach Hanstein: *B* senkrechter Durchschnitt eines Prothalliums *pt* mit dem Archegonium *a* und der Eizelle *o*; *C*, *D*, *E* junge Embryonen: *s* Stammscheitel, *b* Blatt, *w* Wurzel, *f* Fuss.

ihrer Centralzelle mit vier kreuzweise gestellten oberflächlichen Zellen bedeckt; in jeder dieser letzteren tritt eine von aussen oben nach innen unten geneigte Wand auf, der in jeder inneren Zelle noch eine solche folgt (Fig. 273 *I*, *a*, *bc*); durch das folgende Wachsthum werden diese Zellen in vier Reihen von je drei übereinander liegenden Gliedern verwandelt (*II*, *III*), deren untere als Schlusszellen, die oberen Paare als Hals bezeichnet werden (*III*, *h* Hals). Unterdessen entsteht am Scheitel der Centralzelle eine neue Zelle, die sich conisch zugespitzt, zwischen die Schlusszellen einschiebt (*I d*, *III d*); sie wird von Pringsheim als Canalzelle bezeichnet; wenn später der Halstheil des Archegoniums abgeworfen wird (nur die Schlusszellen bleiben übrig), so öffnet sich die Spitze der Canalzelle und lässt ihren Inhalt als Schleim austreten. Der ganze Inhalt der Centralzelle (*I*, *II*, *III e*) wird zur »Befruchtungskugel« (Ei). Nach erfolgter Befruchtung wird der Canal durch die sich querdehnenden Schlusszellen wieder verschlossen. — Das Prothallium von Marsilia und Pilularia tritt als halbkugeliger Gewebekörper aus der Scheitelpapille der Macrospore hervor, nachdem es die Sporenhäute an dieser Stelle zerrissen hat und bleibt in der Tiefe des von den äusseren Hautschichten der Macrospore gebildeten Trichters verborgen. Schon frühzeitig, vor seinem Durchbruch, erkennt man nach Hanstein in ihm die grosse Centralzelle, die in ihrem ganzen Umfang wenigstens anfänglich nur von einer einzigen Lage von Zellen umgeben ist, so dass das Prothallium hier seiner Anlage nach eigent-

lich nur ein einziges Archegonium darstellt. Die Centralzelle ist auch hier von vier kreuzweise gestellten Zellen bedeckt, die zugleich den Scheitel des ganzen Prothalliums bilden; durch einen ähnlichen Vorgang wie bei Salvinia bilden sie den freien Halstheil (der bei Marsilia nur wenig, bei Pilularia hoch emporragt) und die Schlusszellen des Archegoniums; über der Centralzelle, deren Protoplasma sich contrahirt, wird nach Hanstein auch hier eine kleine zwischen die Schlusszellen sich eindrängende Canalzelle sichtbar, die sich ähnlich wie bei Salvinia verhält. Auch Hanstein konnte innerhalb der Centralzelle keine weitere Zellbildung erkennen, der ganze Protoplasmakörper derselben wird zum Ei (Befruchtungskugel). Nach der Befruchtung verdoppelt sich die die Centralzelle umgebende Gewebeschicht des Prothalliums, es entstehen einige Chlorophyllkörnchen in demselben und die äusseren Zellen wachsen bei Marsilia salvatrix zu langen Wurzelhaaren aus, die zumal dann stark wuchern, wenn keine Befruchtung erfolgt (vergl. Fig. 276). Zur Zeit der Empfängniss sammeln sich die Spermatozoiden bei Marsilia salvatrix in grosser Zahl in dem Trichter über dem Prothallium und dringen in den Archegoniumhals ein (Weiteres hierüber bei Hanstein Jahrb. IV.).

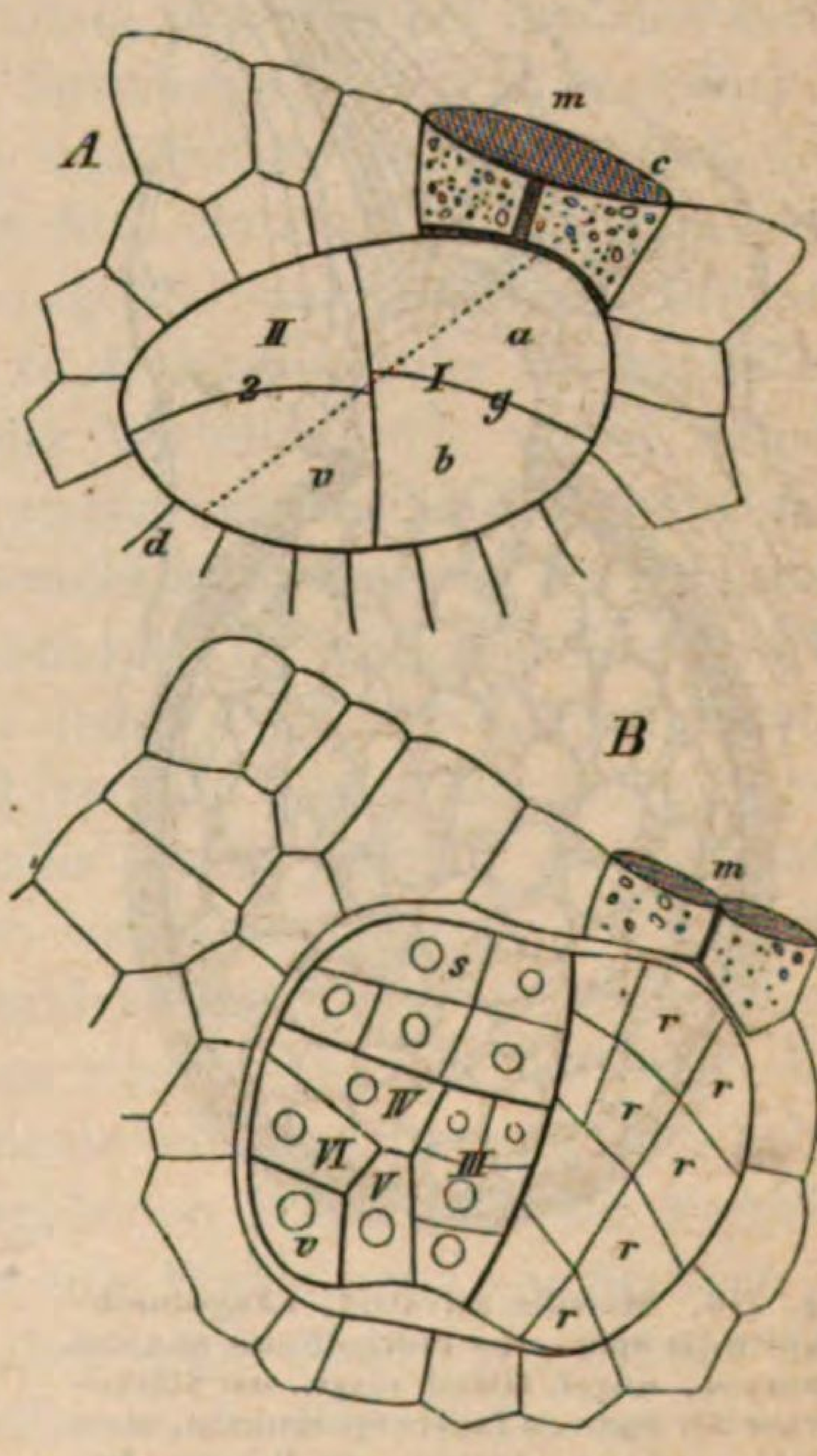


Fig. 275. Salvinia natans, mediane Längsschnitte durch das Prothallium und den jungen Embryo: *A* nach den ersten drei Theilungen der Eizelle, *I* das erste Segment durch die Wand *g* in die Zellen *a* und *b* getheilt; *II* das zweite Segment, durch die Wand 2 von der Scheitelzelle *v* abgeschnitten; *c d* Wachsthumsaxe. — *B* weiter entwickelter Embryo: *r r r* die ersten Anlagen des Stielchens, *s* Scheitelzelle des Schildchens; *III — VI* folgende Segmente, *v* Scheitelzelle des Stammes. — *m* in *A* und *B* die Schlusszellen des Archegoniums.

2) **Entwickelung der zweiten, sporenbildenden Generation.** Die ersten Theilungsvorgänge, durch welche die Eizelle nach der Befruchtung bei Salvinia sich zum Embryo umbildet, sind von Pringsheim in elegantester Weise dargestellt worden. Die erste Theilung erfolgt durch eine Wand, welche das hintere Stück der Centralzelle, über welchem die Archegonienmündung sitzt, von dem vorderen meist grösseren Stück scheidet; sie ist senkrecht zur Mittellinie des Prothalliums und zur Basalfläche desselben; die vordere Zelle theilt sich nun durch eine auf der vorigen nahezu senkrechte Wand. Halbirt man den Winkel, den diese beiden Wände machen, durch eine gerade Linie (Fig. 275 *A*, *c d*), so stellt diese die Wachsthumsaxe des Stammes dar; das zuerst abgeschnittene hintere Stück des Embryos ist das erste Segment (*A*, *I*), die durch die zweite Wand abgeschnittene Zelle das zweite Segment der nun nach vorn und unten liegenden Stammscheitelzelle (*A*, *v*); in dieser letzteren treten nun abwechselnd auf- und abwärts geneigte Wände auf, wodurch die zwei Reihen von Segmenten gebildet werden, aus denen der Stamm von Salvinia sich auch fernerhin aufbaut; Fig. 275 *B* zeigt in *III*, *IV*, *V*, *VI* diese schon weiter sich theilenden Segmentzellen. Eine Wurzel wird jetzt so wie später nicht gebildet, Salvinia ist absolut wurzellos. Für das Verständniss der wei-

teren Vorgänge ist Fig. 272 mit Fig. 275 zu vergleichen: der heranwachsende Embryo sprengt das Prothallium: aus dem ganzen ersten Segment (*r r r* in *B* Fig. 275) entsteht das sogen. Stielchen (besser Fuss) der jungen Pflanze (*a* in Fig. 272); aus dem ganzen zweiten Segment bildet sich ein eigenthümliches von allen folgenden Blättern abweichendes Blattgebilde, das Schildchen (*b* in Fig. 272 *B*), durch dessen Wachsthum die Stammknospe hinabgedrückt wird (Fig. 272 *A*, *v*). Der Vordertheil des Embryos ist der Vorderseite, sein Hintertheil der Hinterseite des Prothalliums zugekehrt, seine Wachsthumsaxe liegt in einer Ebene mit der Mittellinie des Letzteren. Die junge Pflanze weicht in ihrem Wachsthum anfangs von dem der erwachsenen Pflanze noch ab; während Letztere (siehe unten) dreigliedrige Blattquirle bildet, stehen die ersten beiden Blätter, welche auf das Schildchen folgen einzeln (Fig. 272 *B*) und sind von einfacherem Umriss; es sind Luftblätter, während die späteren Quirle je zwei Luftblätter und ein Wasserblatt bilden. Das Stammende der jungen Pflanze liegt anfangs so, dass seine Segmente eine obere und eine untere Reihe bilden, nachdem es sich aber aus dem Prothallium befreit hat, macht es eine Drehung um 90°, so dass die Segmente fortan an dem horizontal schwimmenden Stengel eine rechts und eine links laufende Reihe darstellen. (Eine ähnliche Drehung des jungen Stammes wurde von Hofmeister bei Pteris aquilina nachgewiesen.). — Die ersten Theilungen des Embryos von Marsilia salvatrix stimmen im Wesentlichen nach Hansteins und meinen Beobachtungen mit denen bei Salvinia überein und nach Hanstein gilt diess auch für Pilularia, doch tritt bei beiden Gattungen sofort in dem ersten Segment die Anlage der ersten Wurzel hervor; zur Orientirung sei vorläufig bemerkt, dass auch hier der Stamm von Anfang an horizontal kriecht oder schwimmt, wie bei Salvinia und dass er hier in acropetaler Folge zahlreiche Wurzeln bildet. Die vorhergehende Fig. 274 zeigt die ersten Theilungen des Embryos an Marsilia salvatrix die hier folgende Fig. 276 wird die Orientirung noch erleichtern. Die Eizelle wird durch eine beinahe senkrechte Wand in eine vordere grössere und eine hintere kleinere Zelle getheilt; jene zerfällt durch eine fast horizontale Wand in ein oberes Segment, welches das erste Blatt bildet, diese (die hintere Zelle, nach dem Vorbild

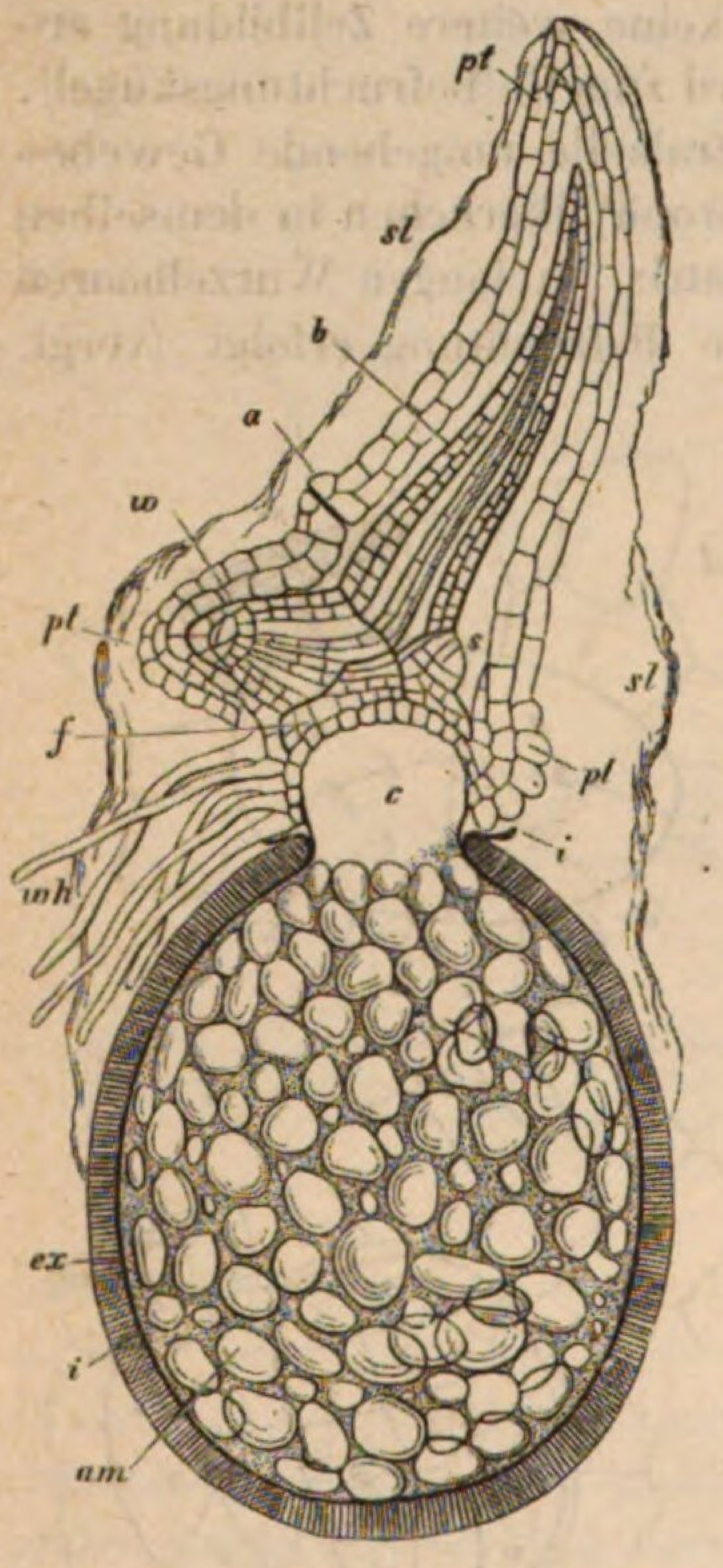


Fig. 276. Marsilia salvatrix, Längsdurchschnitt der Spore, des Prothalliums und des Embryos, ungef. 60mal vergr. *am* Stärkekörner der Spore, *i* innere Sporenhaut, oben lappig zerrissen, *ex* das aus Prismen bestehende Exosporium; *c* der Raum unter dem hinaufgewölbten Diaphragma, auf welchem die Basalschicht des Prothalliums sitzt; *pt* das Prothallium, *wh* dessen Wurzelhaare; *a* das Archegonium; *f* der Fuss des Embryos, *w* dessen Wurzel, *s* dessen Stammscheitel, *b* dessen erstes Blatt, durch welches das Prothallium ausgedehnt wird: *sl* die Sahleimhülle der Sporen, welche anfangs den Trichter über der Papille bildet und noch jetzt das Prothallium umhüllt; 50 Stunden nach der Aussaat der Sporenfrucht.

von Salvinia das erste Segment des sich bildenden Stammes) zerfällt ebenfalls in zwei übereinander liegende Zellen, deren obere die erste Wurzel bildet. Die Verbindung zwischen Embryo und Prothallium, der Fuss wird hergestellt durch ein Gewebe, welches sich aus der hinteren unteren der vier ersten Zellen und aus dem dritten abwärts gekehrten Segment des Stammes bildet. Die Scheitelzelle des Stammes nach der Bildung der ersten drei Segmente liegt also zwischen dem Vorderrand des ersten Blattes und dem Vorderrand des Fusses. Noch spät, in dem durch Fig. 276 dargestellten Zustand erkennt man diese Herkunft des ersten Blattes, der ersten Wurzel und des Fusses aus der Anordnung der Zellen. Die erste Wurzel liegt also in der rückwärtsgehenden Verlängerung der Stammaxe und ist gleich dem vor ihr stehenden Blatt der Anlage nach aufwärts gerichtet.

Erstarkung und äussere Gliederung der fortwachsenden Pflanze. Schon der Embryo der Rhizocarpeen zeigt, wie wir gesehen haben, deutlich eine ventrale und eine dorsale Seite des Stammes; indem derselbe bei den drei Gattungen horizontal (kriechend oder schwimmend) fortwächst, zeigt er auch ferner in seiner Gliederung den Unterschied einer Ober- und Unterseite, somit auch den von rechts und links, aber in einer etwas anderen Art, als am Embryo. Bei Salvinia entstehen die ganzrandigen, flächenförmig ausgebreiteten Luftblätter (die auf dem Wasser schwimmen) anfangs einzeln, dann zu je zwei auf der Rückenfläche des Stammes; vom vierten Knoten an beginnt die Wirtelbildung, wobei immer ein in cylindrische fadenförmige Zipfel sich verzweigendes Wasserblatt auf der Ventralseite des Stammes auftritt. Jeder Quirl besteht also aus zwei oberen Luftblättern und einem unteren Wasserblatt; jedoch sind die drei Glieder eines Quirls nicht gleichmässig auf dem Querschnitt vertheilt; jeder Quirl erscheint vielmehr abwechselnd nach rechts und nach links abgelenkt (vergl. p. 130); die consecutiven Quirle alterniren dabei ihre Blätter bilden also sechs gerade Reihen, vier dorsale Reihen von Luftblättern und zwei ventrale Reihen von Wasserblättern. Bevor die Stammknospe aus dem Prothallium hervortritt und so lange ihre Segmente eine obere und eine untere Reihe bilden, erzeugt sie nur einzelne dorsale Blätter; wenn sie sich später um 90 Grad dreht und die Segmente eine rechte und eine linke Reihe bilden, tritt die Wirtelbildung in der angegebenen Weise ein. Bei Marsilia und Pilularia folgt auf das erste rein dorsale Blatt eine Doppelreihe von Blättern in dorsaler Stellung auf dem Stamme, hier sind es aber keine Quirle, die Blätter der beiden Reihen stehen einzeln und alternirend, während die Bauchseite des Stammes Wurzelreihen bildet. Nach Hanstein kommt diese Anordnung dadurch zu Stande, dass die dreiseitig pyramidale Stammscheitelzelle drei Reihen von Segmenten bildet, nämlich zwei obere (eine rechte und eine linke Reihe) und eine untere Reihe; nur die oberen Segmentreihen erzeugen Blätter, die ventrale Reihe allein Wurzeln. Die Wurzeln entstehen gleich den Blättern in streng acropetaler Folge, ihre jüngsten Anlagen fand ich bei Pilularia dicht hinter dem Stammende, neben den jüngsten Blättern; sie wachsen sofort abwärts, auch die Zweigknospen bilden sofort Wurzeln, und so erscheint der ganze Stamm dieser Pflanzen dem Boden gewissermassen angenähet. — Von dem Wachsthum des Equisetenstammes unterscheidet sich das des Rhizocarpeenstammes dadurch, dass hier schon der ursprünglichen Anlage nach Interfoliartheile gebildet werden, was wahrscheinlich auch bei den Farnen geschieht. Während bei den Equiseten (und Moosen) jedes Stammsegment ein Blatt bildet und erst innerhalb des Segmentes eine Differenzi-

rung in Blatt und Internodium eintritt, werden dagegen bei den Rhizocarpeen nur bestimmte Segmente der Scheitelzelle zur Blattbildung benutzt, während andere ausschliesslich zum Aufbau des Stammes dienen; bei Salvinia findet dies in verwickelter Weise derart statt, dass abwechselnd jedes dritte Segment blattlos bleibt,



Fig. 277. Marsilia salvatrix, vorderer Theil des Stammes mit Blättern in 1/2 der natürl. Gr; *k* Endknospe, *b b* Blätter, *ff* die Sporenfrüchte bei *x* aus den Blattstielen entspringend.

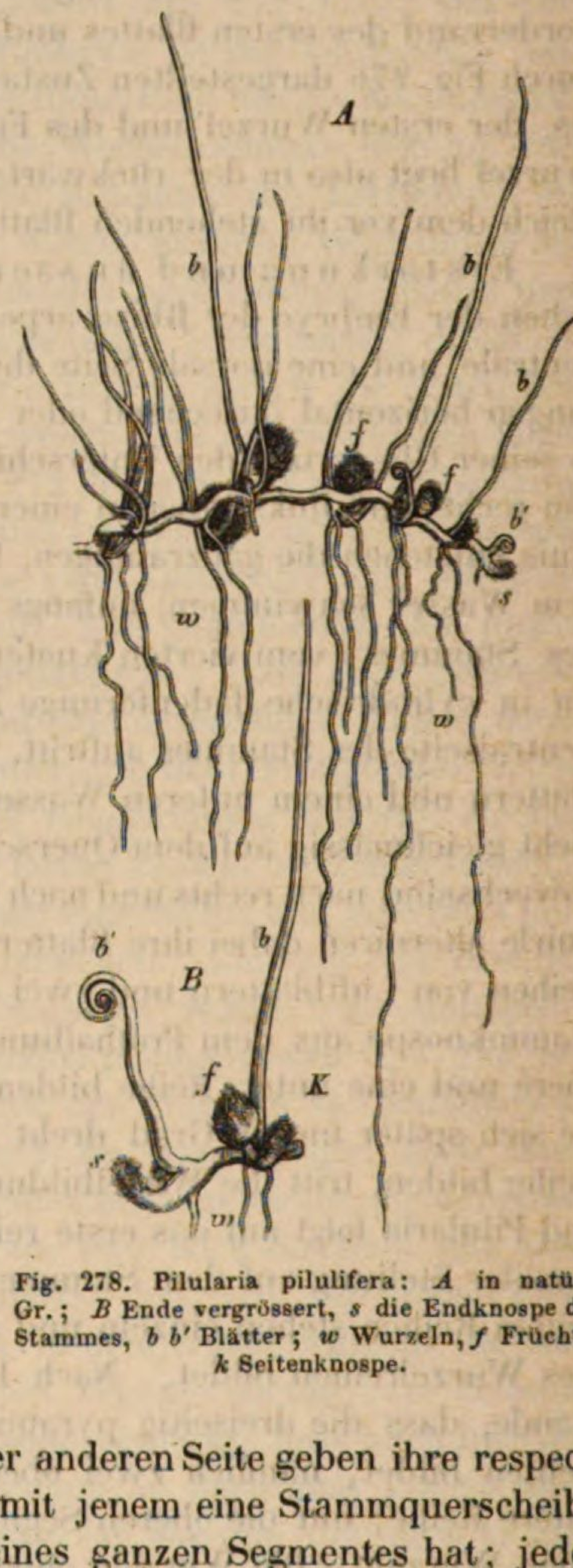


Fig. 278. Pilularia pilulifera: *A* in natürl. Gr.; *B* Ende vergrössert, *s* die Endknospe des Stammes, *b b'* Blätter; *w* Wurzeln, *f* Früchte, *k* Seitenknospe.

das folgende und das vorhergehende Segment der anderen Seite geben ihre respective hintere und vordere Hälfte dazu her, um mit jenem eine Stammquerscheibe (Interfoliartheil) zu bilden, die also die Länge eines ganzen Segmentes hat; jeder Blattquirl dagegen hat nur die Länge eines halben Segments und geht aus einer Querscheibe hervor, die auf der einen Seite von der hinteren, auf der anderen von der vorderen Hälfte eines Segmentes gebildet wird, die beide in einer Zone liegen (Cap. 3. p. 130, Fig. 108). Bei Marsilia und Pilularia, wo die Segmente der Stammscheitelzelle drei Reihen bilden, erzeugen nur einzelne Segmente der beiden oberen Reihen periodisch alternirend je ein Blatt; es ist aber noch ungewiss, wie viele Segmente (vielleicht je ein Umlauf?) zwischen zwei consecutiven Blättern blattlos bleiben (Hanstein). — E n d v e r z w e i g u n g des Stammes kommt bei

Salvinia niemals vor; nach Pringsheim entstehen sämmtliche Seitensprosse ausschliesslich aus den Wasserblättern und zwar liefert jedes Wasserblatt eine Stammknospe auf seiner dem äusseren Luftblatt zugekehrten Seite; also seitlich nicht axillär, daraus folgt zugleich, dass die ersten einzelnen Blätter der jungen Pflanze keine Zweige bilden, während dies mit dem ersten Quirl, der das erste Wasserblatt trägt, beginnt. Jeder Zweig bildet sofort einen dreizähligen Quirl. Vermuthlich sind die Verhältnisse der Marsilia und Pilularia ähnlich; die scheinbar axillären Seitensprosse stehen unter der Insertion des nächsten Blattes, auf der ventralen Seite der Blattbasis; da nun nach Hanstein ein Blatt aus einem Segment hervorgeht, so dürfte der Spross demselben Segment angehören und wenn dieses schon seiner Anlage nach als Blatt zu deuten ist, so entsteht auch hier der Seitenspross aus dem Blatt. Hanstein nennt die Zweige axillär, was ich mit dem soeben Gesagten nicht zu vereinigen weiss.

Die äussere Gliederung der Blätter ist bei den drei Gattungen sehr verschieden und zeigt bei Salvinia und Marsilia eine langsam fortschreitende Erstarkung und Metamorphose, wie für Salvinia aus der Bildung des Schildchens (ersten Blattes) aus den zwei folgenden, kleinen, einfachen, einzelnen Luftblättern hervorgeht, auf welche erst am vierten Knoten ein Quirl mit dem völlig anders geformten Wasserblatt folgt; das letztere bildet einen Büschel von cylindrischen Fäden, welche, ins Wasser hinabhängend, dicht mit langen Haaren besetzt sind; die Luftblätter schwimmen auf dem Wasser und entwickeln eine behaarte, breite, ganzrandige Lamina; diese Blätter sind in der Jugend von rechts und links her in der Mediane zusammengeklappt. Bei Marsilia folgt auf das erste Blatt, welches kegelförmig ist, eine Anzahl Jugendblätter, mit kurzem Stiel und ganzer, dann zwei-, dann viertheiliger aufgerichteter Spreite; darauf erst entwickeln sich normale Blätter mit langem Stiel und erst eingerollter (erst zwei- dann viergliedriger) Spreite (Hanstein). Das Wachsthum der normalen Blätter wurde schon p. 159, Fig. 135, geschildert; zuerst bildet sich, wie bei den Farnen der Stiel, am Scheitel fortwachsend, dann die Lamina, aus deren Rand die vier Lappen (Blättchen) hervorsprossen. Im fertigen Zustand sind die Blättchen mit Schlafbewegungen begabt und gleichen auch insofern denen von Oxalis, denen sie habituell nicht unähnlich sind. Bei den jungen Blättern dieser Gattung ist die von hinten nach vorn stattfindende Einrollung unbedeutend, viel kräftiger und den Farnblättern ähnlicher bei den Blättern von Pilularia, die niemals eine Spreite entwickeln, sondern sehr lang gestreckten Kegeln gleichen, die an ihrer Spitze fortwachsend anfangs spiralig eingerollt sind und später sich gerade aufrichten (Fig. 278). — Das Spitzenwachsthum der Blätter findet wenigstens anfangs bei Salvinia, Marsilia und Pilularia durch eine Scheitelzelle statt, welche zweireihige Segmente bildet.

Das Wachsthum der Wurzeln wurde von Nägeli und Leitgeb (l. c.) eingehend an Marsilia studirt und stimmt mit dem der Farn- und Equisetenwurzeln in allen wesentlichen Puncten überein. (Vergl. auch p. 121).

Die Sporangien der Rhizocarpeen entstehen in kapselartigen, hohlen, allseitig geschlossenen, gestielten Behältern, die man allenfalls als Sporenfrüchte bezeichnen kann. Bei Salvinia sind es metamorphosirte Zipfel der Wasserblätter, bei Marsilia entspringen ihre Stiele (die hier zuweilen sehr kurz, aber auch sehr lang sein können) auf der Vorderseite der Blattstiele; diese Stiele können einfach und einfrüchtig, oder gabeltheilig und mehrfrüchtig sein; ihr Ursprung aus dem

Blattstiel kann hoch oben an diesem oder tief unten stattfinden, so dass im letzten Fall der Fruchtstiel axillär zu sein scheint. Dieses Verhalten findet seine Anlagen bei den Ophioglosseen, die Fruchtstiele der Marsilien können mit dem »fertilen Segment« der Ophiogloseenblätter verglichen werden. Jedenfalls sind also die

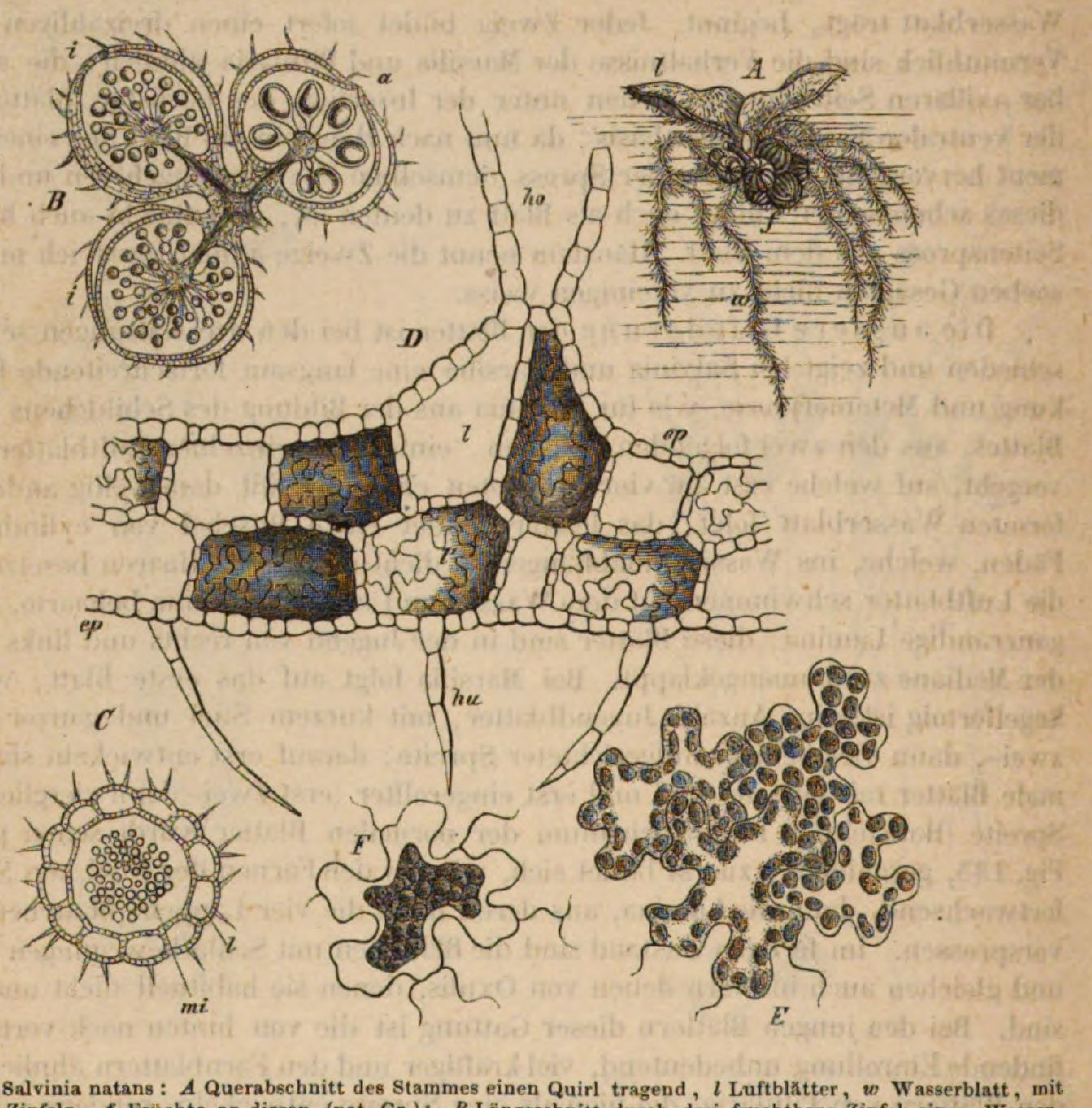


Fig. 279. **Salvinia natans**: *A* Querabschnitt des Stammes einen Quirl tragend, *l* Luftblätter, *w* Wasserblatt, mit mehreren Zipfeln, *f* Früchte an diesen, (nat. Gr.); *B* Längsschnitt durch drei fruchtbare Zipfel eines Wasserblattes; *a* eine Frucht mit Macrosporangien, *i i* zwei solche mit Microsporangien; *C* Querschnitt einer Frucht mit Microsporangien *mi*; *D* Querschnitt des Luftblattes: *hu* Haare der Unterseite, *ho* solche der Oberseite; *ep* die Epidermis; *l* Luftlücken, die dunklen zeigen die senkrechten Gewebewände im Hintergrunde; (*B*—*D* 10mal vergr.); *E* Zellen einer Gewebelamelle im Blatt, *F* eine solche nach Contraction des Inhalts in Glycerin.

Früchte der Salvinien und Marsilien phyllogenen Ursprungs; bei Pilularia erscheinen die kurzgestielten Sporenfrüchte axillär oder auf der ventralen Seite der Blattinsertion, ihre Fibrovasalstränge scheinen aus den Axeln der Blattstränge zu entspringen; diese Verhältnisse hindern aber keineswegs die Annahme, dass genauere Untersuchungen auch hier den Ursprung der Früchte aus den Blättern nachweisen werden; in einem morphologisch so höchst wichtigen Merkmal darf einstweilen eine Uebereinstimmung so lange angenommen werden, bis das Gegentheil völlig bewiesen ist, was hier nur durch die frühesten Entwickelungszustände möglich sein wird. Auf welche Weise der hohle Fruchtkörper selbst entsteht, ist noch unbekannt; selbst sehr junge Zustände haben bisher keine klare Einsicht gestattet;

soviel aber ist gewiss, dass die Sporangien selbst aus einzelnen Zellen der die Fruchthöhlen auskleidenden Gewebeschicht entstehen (bei Pilularia in basifugaler Folge), dass sie also gleich denen der Farne als Trichomgebilde zu deuten sind. Uebrigens zeigt der Bau der Sporenfrüchte bei den drei Gattungen erhebliche Unterschiede: bei Salvinia (Fig. 279 *B*) enthalten sie eine einzige geräumige Höhlung; aus der Basis derselben tritt ein Stiel hervor, der im Centrum der Fruchthöhle kugelig anschwillt und eine Fortsetzung des axilen Fibrovasalstranges des Blattzipfels, dessen Ende die Frucht ist, enthält; auf der kugeligen Anschwellung entspringen zahlreiche Sporangien, die entweder Macrosporangien oder nur Microsporangien innerhalb einer Frucht sind. Der Geschlechtsunterschied der Sporen greift also hier schon bis auf die Früchte selbst zurück. — Bei Pilularia ist die Fruchthöhle in senkrechte (d. h. axil parallele) Fächer getheilt; bei P. minuta ist sie zweifächerig, bei P. pilulifera vierfächerig; jedes Fach trägt an seiner peripherischen Seite einen von der Basis zum Scheitel der Frucht verlaufenden, nach innen vorspringenden Wulst, hinter welchem ein Fibrovasalstrang verläuft; auf diesem Wulst (Placenta) entspringen zahlreiche Sporangien, die unten Macrosporen, oben Microsporen erzeugen. Ein solcher mit Sporangien besetzter Wulst kann einstweilen mit einem Sorus der Farne verglichen werden; noch verwickelter werden die Verhältnisse bei Marsilia. Die Frucht hat hier die Gestalt einer Bohne, an deren einer Kante der Fruchtstiel hinaufläuft (Fig. 277). Das Innere der Frucht kann etwa mit zwei parallel neben einander gestellten, durch eine Wand von einander getrennten Büchergestellen oder mit einer Kiste, in der zwei Reihen von Säcken übereinander geschichtet sind, verglichen werden; jedes der kleinen Querfächer enthält einen Sorus, dessen Placenta an seiner Aussenseite vom Rücken zur Bauchkante der Frucht verläuft und leistenförmig vorspringt; auf der Kante trägt dieselbe eine Reihe von Macrosporangien, rechts und links davon Reihen von Microsporangien (über das Verhalten dieser Fächer bei der Keimung s. unten). Jeder Placenta entsprechend verläuft auf der Innenseite der Fruchtschale ein Fibrovasalstrang, der aus dem den Rücken umlaufenden Hauptstrange entspringt und nach der Bauchkante hin sich verzweigt.

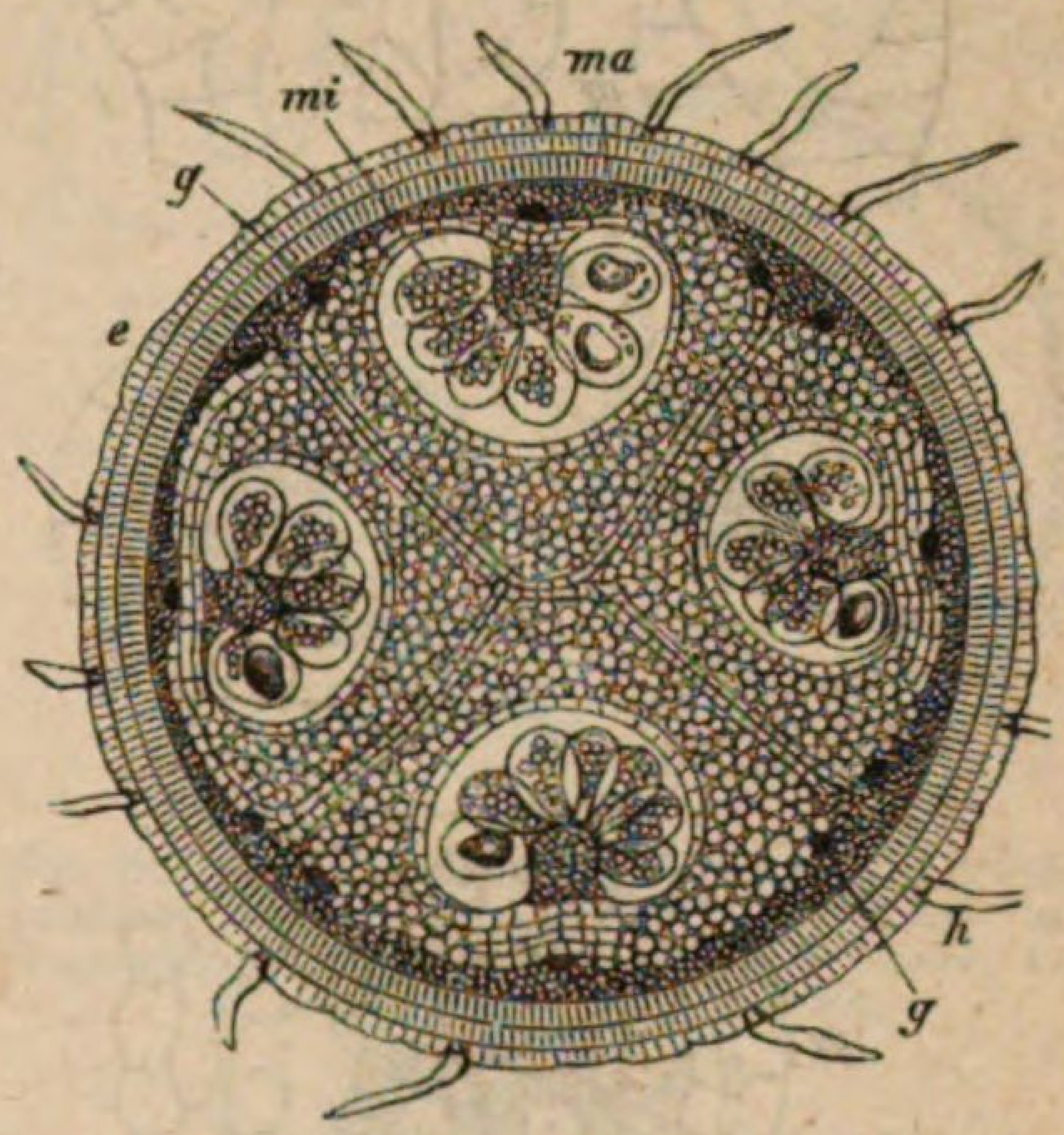


Fig. 280. Querschnitt der Frucht von Pilularia pilulifera unter der Mitte, wo die Macro- und Microsporangien gemengt sind (*ma* und *mi*); *g* die Fibrovasalstränge, *h* Haare, *e* die Epidermis der Aussenfläche.

Die Sporangien entstehen wie schon erwähnt aus einzelnen Oberflächenzellen der Placenta oder des Trägers des Sorus. Nach meinen noch nicht ganz abgeschlossenen Beobachtungen ist die Zellenfolge im jungen Sporangium bei Pilularia pilulifera der der Polypodiaceen sehr ähnlich: nach Anlage des Stieles und der Mutterzelle der Kapsel erfolgen in dieser zwei Umgänge schiefer Theilungen, wodurch eine doppelte Wandungsschicht und eine tetraëdrische Centralzelle des Sporangiums gebildet wird; während jene durch radiale Wände in zahlreichere Zellen

zerfallen und der Umfang der Kapsel wächst, theilt sich die Centralzelle erst in zwei, dann durch successive Zweitheilungen in mehrere (acht) Sporenmutterzellen, die sich in dem mit körniger Flüssigkeit erfüllten Raum des Sporangiums isoliren und abrunden. Die innere Wandungsschicht bleibt bis zur Zeit der Sporenbildung ein zartes Epithel, verschwindet aber bei der Sporenreife, so dass auch hier die Sporangienwand zuletzt einschichtig ist; sie bleibt bei Marsilia und Pilularia, wo die Fruchtwand sehr hart ist, zart und farblos, die Sporangien stellen hyaline Säckchen dar; bei Salvinia, wo die Fruchtwand zart und dünn ist, nehmen die Zellen der Sporangienwand mit der Reife grössere Consistenz und braune Färbung an, ähnlich wie bei den Farnen. Bis zur beginnenden Viertheilung der Sporenmutterzellen verhalten sich alle Sporangien gleich; die Differenzirung in Macro- und Microsporangien tritt, wenigstens nach den Beobachtungen an Pilularia, erst jetzt in folgender Weise auf: handelt es sich um ein Microsporangium, so werden sämmtliche Mutterzellen tetraëdrisch in je vier Sporen zerlegt, die sich sämmtlich als Microsporen ausbilden; in dem Macrosporangium dagegen bleiben die Mutterzellen bis auf eine ungetheilt; diese eine theilt sich zunächst gerade so, wie die Mutterzellen der Microsporen (Fig. 282 *I*), aber nur eine der vier Tochterzellen bildet sich weiter aus; zwar beginnt in den drei anderen die Anlage eines rauhen Exosporiums innerhalb einer äusseren Gallertschicht; diese letztere aber löst sich bald auf, die drei abortirenden Sporen bilden sich nicht weiter aus (Fig. 282, *II*, *III*), während die vierte ihren Umfang alsbald rasch vergrössert und zu einem eiförmigen, anfangs dünnwandigen Sack heranwächst, der das Volumen der drei Schwesterzellen um das Mehrhundertfache übertrifft; gewöhnlich bleiben die Reste der einschrumpfenden Schwesterzellen noch lange Zeit an dem Scheitel der Macrospore hängen, selbst an reifen Macrosporen sind sie nicht selten noch zu finden. Die Entwickelung der merkwürdigen Hautschichten der Macrosporen ist nur bei Pilularia bekannt: hier ist die Macrospore anfänglich mit einer, wenn sie ungefähr ein Drittel ihrer definitiven Länge erreicht hat mit zwei Hautschichten ringsum bekleidet, einer inneren derben, braunen, und einer äusseren glashellen.

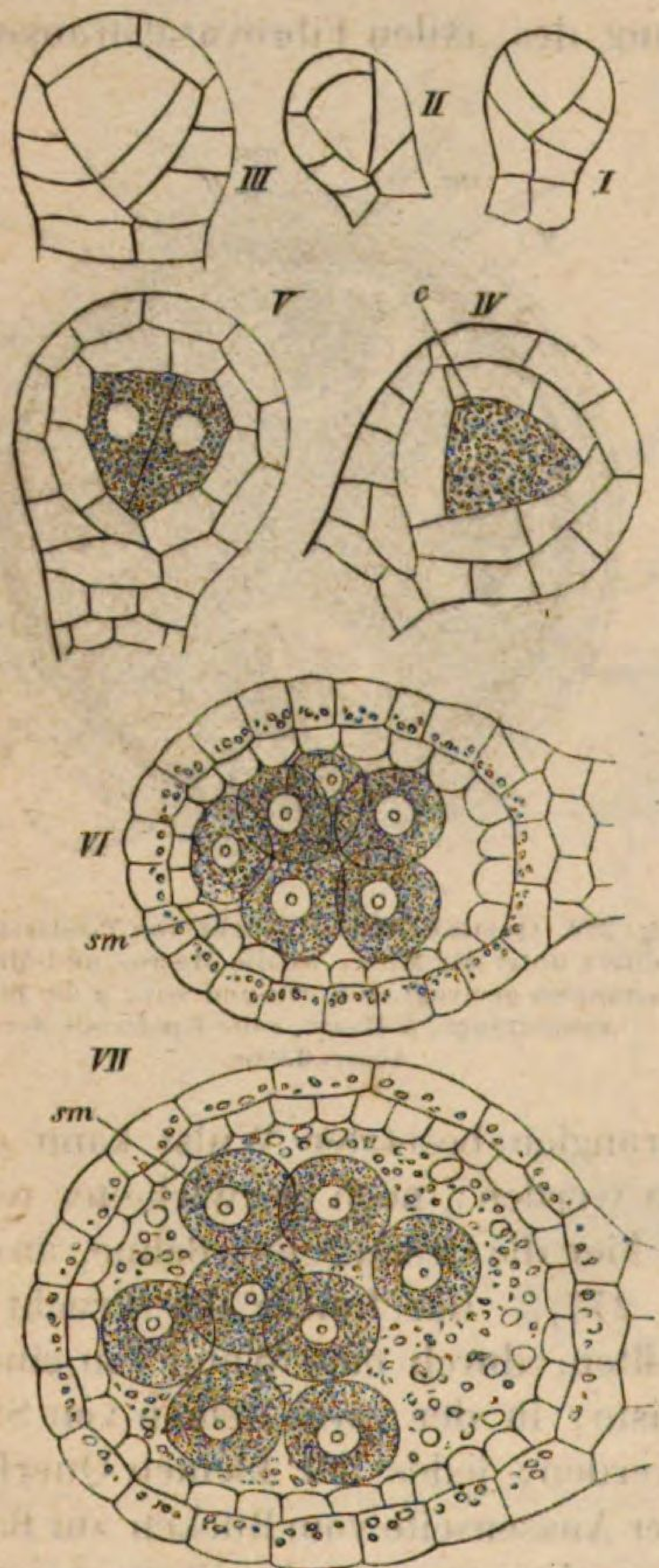


Fig. 281. Entwickelung des Sporangiums von Pilularia pilulifera, sämmtliche Figuren im optischen Längsschnitt; *c* Centralzelle = Urmutterzelle der Sporen; *sm* Sporenmutterzellen. (550).

Während die Spore heranwächst, bildet diese glashelle Haut eine kuppelförmige Ausstülpung auf dem Scheitel der Spore (Fig. 283 *b'*) und zugleich entsteht eine dritte Hautschicht (*c*), die sehr deutlich aus radialgestellten prismatischen Stücken zusammengesetzt ist; diese Prismen sind kurz auf dem unteren Theil der Spore, viel länger unter dem Scheitel; hier bilden sie einen Kragen, der die vorhingenannte Ausstülpung (*b'*) umgiebt; auch auf dieser letzteren erscheint eine dünne gallertartige Schicht mit prismatischer Structur, die indessen wenig deutlich ist. Endlich, wenn die Spore schon fast ausgewachsen ist, umgiebt sie sich mit einer vierten, sehr dicken, hyalinen, gallertartigen Haut, die ebenfalls prismatische Structur erkennen lässt (*d*), zugleich aber auch concentrische Schichtung zeigt; auch diese Haut lässt den Scheitel frei und bildet, ihn ringsum überragend, den äusseren Theil des trichterförmigen Eingangs zum Scheitel der Spore; um diese Zeit scheint die kuppelförmige, blasige Erweiterung der zweiten Haut (*b'*) am Scheitel zu zerplatzen und sich zu entleeren; statt ihrer findet man an der reifen

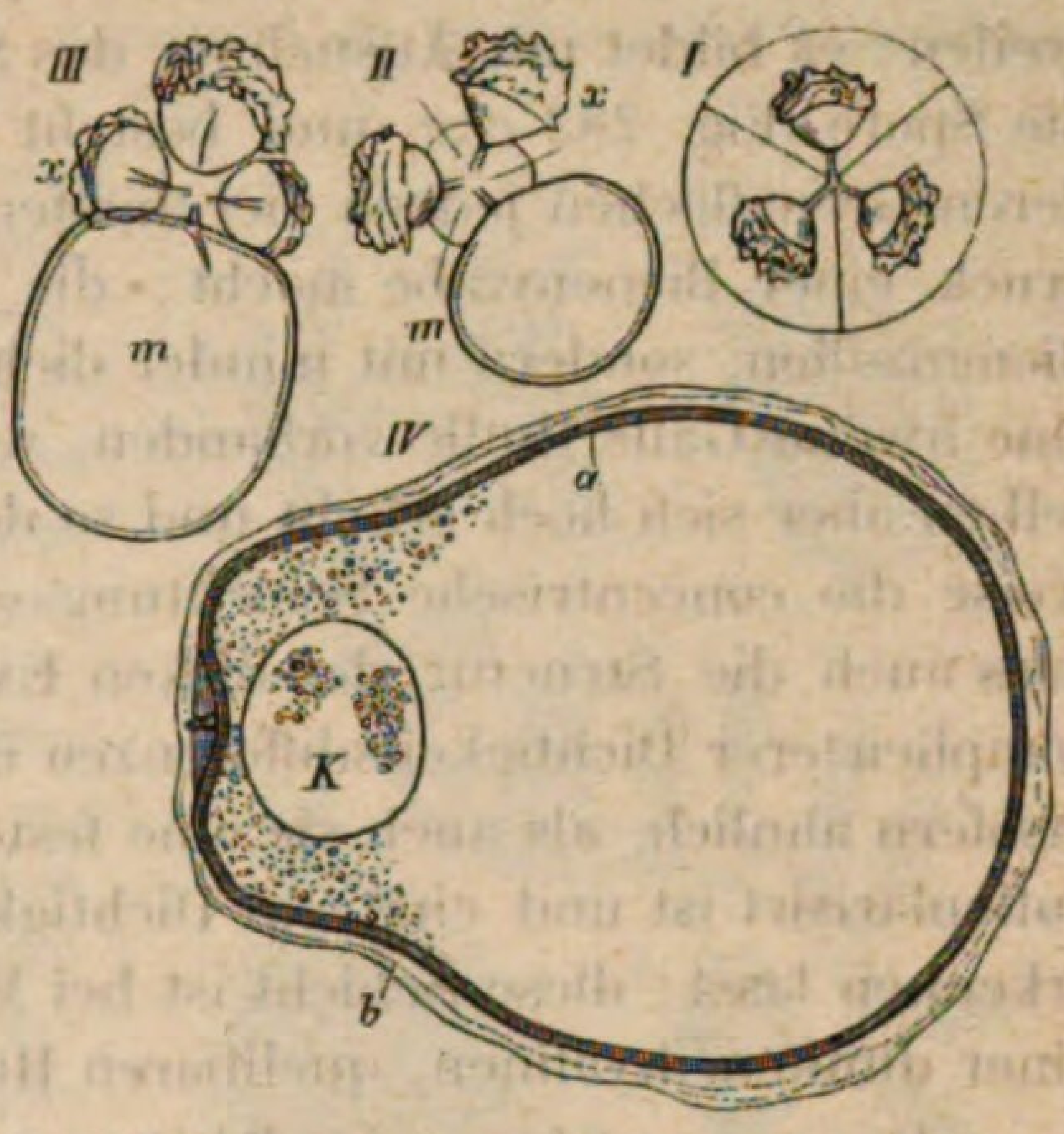


Fig. 282. Entwickelung der Macrospore von Pilularia pilulifera. *x* die abortirenden Schwesterzellen, *m* die Macrospore, *k* deren Zellkern; *a* ihre innere, *b* ihre zweite Zellhautschicht. (550).

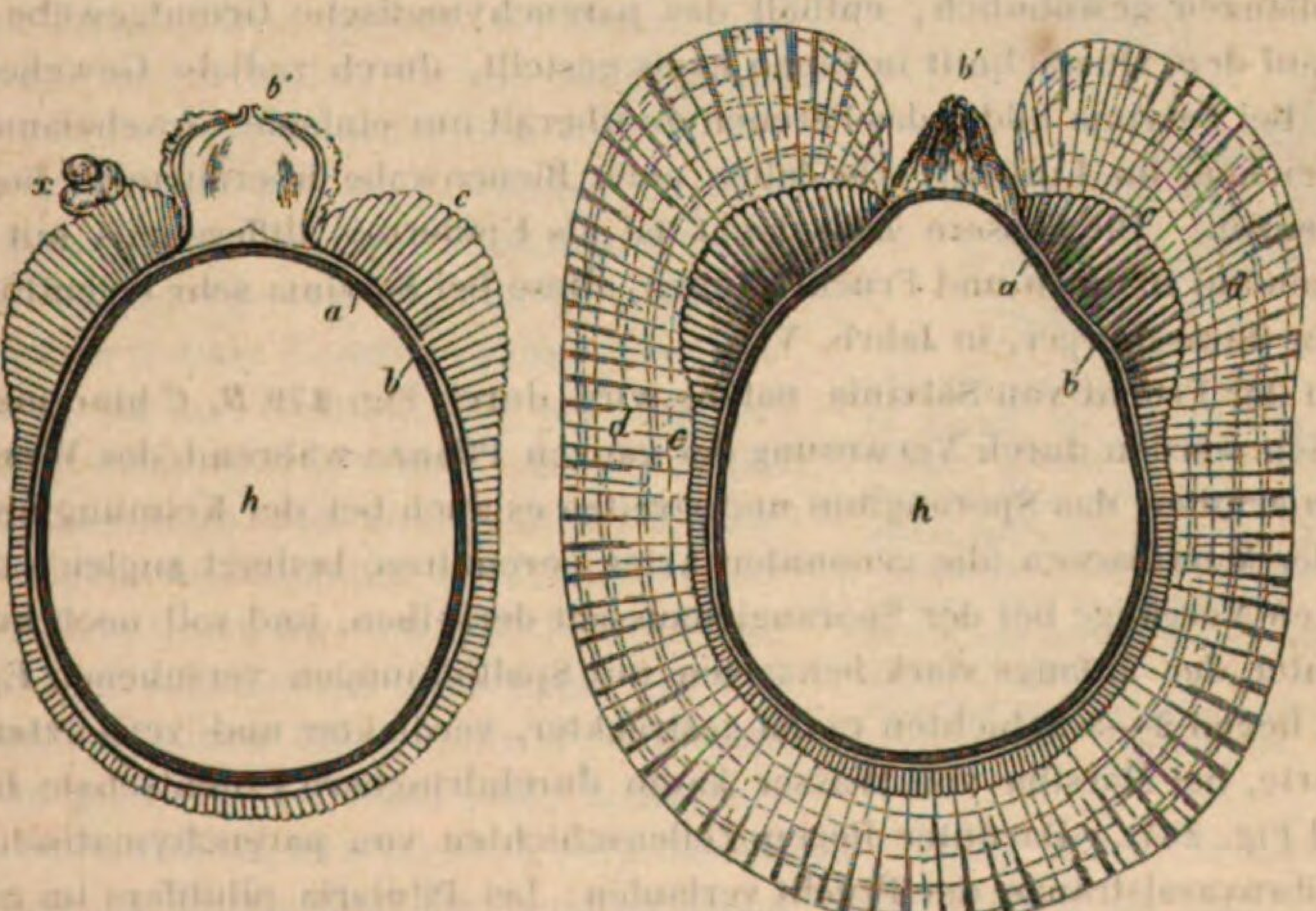


Fig. 283. Weitere Entwickelung der Macrospore von Pilularia pilulifera. *h* Hohlraum der Spore, *a* innere erste, *b* die zweite, *c* dritte, *d* vierte Hautschicht. (80).

Spore, wie Fig. 283 *b'* zeigt, eine faltige konische Warze; die eigentliche Scheitelpapille, in welcher sich bei der Keimung das Prothallium bildet, wird durch eine nun eintretende Vorwölbung der inneren Haut gebildet. Die prismatische Structur der beiden äusseren Sporenhäute kann als Ausdruck des Vorhandenseins sich

schneidender Lamellensysteme von dichterer und weicherer Substanz, die auf der Sporenoberfläche senkrecht stehen, betrachtet werden; das dritte, concentrische Lamellensystem ist hier nur an der äusseren Haut deutlich wahrnehmbar. Auf dieselbe Art lässt sich auch der Bau des Exosporiums von Marsilia (salvatrix) begreifen; es bildet mit Ausnahme des Scheitels eine gleichmässig dicke Hülle um die Spore (Fig. 283 *c x*) und besteht aus deutlichen, radial gestellten Prismen, deren Grenzflächen jedoch viel dichter sind, so dass die ganze Schicht den Eindruck einer Bienenwabe macht; die Prismen sind aber nicht hohl, wie leere Bienenzellen, sondern mit minder dichter Substanz gefüllt. Auch bei Marsilia ist eine hyaline Gallerthülle vorhanden, welche den Scheitel freilässt, im Umkreis desselben aber sich hoch erhebt und so den tiefen Trichter bildet; sie lässt vorzugsweise die concentrische Schichtung erkennen (Fig. 271 *s l*). Ich zweifle nicht, dass auch die Structur des dicken Exosporiums von Salvinia nur ein Ausdruck complicirterer Dichtigkeitsdifferenzen ist. — Die Microsporen sind den Macrosporen insofern ähnlich, als auch sie eine feste innere Schicht des Exospors besitzen, die cuticularisirt ist und eine auf Dichtigkeitsdifferenzen beruhende innere Structur erkennen lässt; diese Schicht ist bei Marsilia von einer dicken, bei Pilularia von einer dünnen, hyalinen, quellbaren Hülle umgeben.

Die ganze Classe der Rhizocarpeen enthält ausser den genannten nur noch die Gattung Azolla, die sich (noch wenig bekannt) der Salvinia anschliesst; die vier Gattungen bilden demnach zwei Gruppen, Salviniaceen (Salvinia und Azolla) und Marsiliaceen (Marsilia und Pilularia), deren weitere Charakteristik nach Obigem hier kaum nöthig erscheint.

Die Gewebebildung der Rhizocarpeen ist, im Vergleich zu ihrer äusseren Gliederung, eine ziemlich einfache: ein axiler Fibrovasalstrang durchzieht Wurzel, Stamm und Blattstiel, in der Lamina von Marsilia vielfach dichotomirt und anastomosirend. Wie bei Wasser- und Sumpfpflanzen gewöhnlich, enthält das parenchymatische Grundgewebe grosse Luftcanäle, die auf dem Querschnitt in einen Kreis gestellt, durch radiale Gewebelamellen getrennt sind. Bei Salvinia bildet das Parenchym überall nur einfache Gewebelamellen, welche die umfangreichen, im Luftblatt wie Zellen einer Bienenwabe übereinander liegenden Lufträume abgrenzen. Die äussere Zellschicht ist als Epidermis differenzirt mit Haaren und Spaltöffnungen auf Blättern und Fruchtwänden, diese bei Salvinia sehr eigenthümlich gebildet und klein (Strassburger, in Jahrb. V).

Der Bau der Frucht von Salvinia natans wird durch Fig. 279 *B*, *C* hinreichend erklärt; die Sporangien werden durch Verwesung der ganzen Pflanze während des Winters frei, die Macrosporen erfüllen das Sporangium und streifen es auch bei der Keimung nicht ab. Der Fruchtbau der Marsiliaceen (die genannten Arten perenniren) bedingt zugleich die ungemein merkwürdigen Vorgänge bei der Sporangienaussaat derselben, und soll noch kurz erläutert werden. Unter der anfangs stark behaarten mit Spaltöffnungen versehenen Epidermis der Fruchtwand liegen 2—3 Schichten radial gestreckter, verdickter und verholzter Zellen, die eine sehr harte, bei Marsilia von Wasser kaum durchdringbare Fruchtschale bilden (vergl. Fig. 280 und Fig. 284). Darunter liegen Zellenschichten von parenchymatischer Natur, in denen die Fibrovasalstränge der Frucht verlaufen: bei Pilularia pilulifera im ganzen zwölf, meridianartig von der Basis zum Scheitel emporsteigend, je einer unter einer Placenta und je zwei rechts und links neben den vier Scheidewänden der Frucht; bei Marsilia verläuft der Strang des Fruchtstiels in der Rückenkante der Frucht und sendet rechts und links querlaufende anastomosirende Zweige, den Placenten entsprechend, bis zur Bauchkante; sie liegen im Parenchym unter der harten Schale. Die scheinbare mittlere Längswand der Frucht von Marsilia ist keine selbständige Bildung, sie besteht vielmehr aus den in der Medianen sich berührenden Wänden der Sorusfächer; diese selbst sind aus grossen Zellen zusammengesetzt, deren äussere Hautschicht dünn und fest, deren innere Wandmasse aber

verschleimt und quellungsfähig ist. Die Sorusfächer der Frucht sind längliche, in dieser zweireihig quer und übereinander liegende Säckchen, die mit ihrem hinteren und vorderen Ende einem Gewebewulst angewachsen sind, der den Winkel an der Rücken- und Bauchkante der Frucht ausfüllt, diesen innen umläuft; auch die Zellen dieses Wulstes haben äusserst quellungsfähige innere Hautschichten; wird nun nach Verletzung der steinharten Fruchtschale dem Wasser der Zutritt ermöglicht, so beginnt die Quellung des Wulstes und der Wände der Sorusfächer in kurzer Zeit (10 Min.) mit so grosser Kraft, dass dadurch zunächst die Fruchtwand längs der Bauchkante in zwei Klappen aufspaltet, worauf sich der Wulst von der Innenseite der Schale ablöst, sich durch Quellung verlängert und in Form eines Ringes aus dem Riss hervortritt (Fig. 284 *B*); die Sorusfächer sind diesem Ringe auf seiner inneren Peripherie angewachsen, sie reissen aber, indem dieser sich immer fort ausdehnt, an einer Seite sämmtlich ab und nun dehnt sich der Ringwulst auf eine enorme Länge aus, dabei immer dicker werdend, gewöhnlich zerreisst er später wie in Fig. 284 *C* und streckt sich nun mehr gerade oder wurmförmig aus, die paarweise genäherten alternirenden Sorusfächer tragend. Jedes dieser letzteren enthält an seiner Aussenseite aber im Inneren die vorspringende Leiste, auf welcher die Sporangien sitzen (*D, E*); die Macrosporen sowohl, wie die Microsporen treten aus den Sporangien und aus den sie umhüllenden Sorussäckchen hervor, indem ihre äussere, das Exosporium umgebende Gallerthülle aufquillt; so ihr Volumen vergrössernd gleiten sie hervor und treten in's freie Wasser hinaus wo nun die Keimung bei Marsilia salvatrix ausserordentlich schnell beginnt und verläuft; bei günstiger Sommertemperatur werden Spermatozoiden und empfängnissfähige Archegonien binnen 12—18 Stunden gebildet. — Hanstein hat zuerst diese Vorgänge genau beschrieben, ich habe sie an Früchten, die ich ihm verdankte, selbst wiederholt gesehen: ihm verdankt man auch die Kenntniss eines ähnlichen, doch mannigfach abweichenden Vorganges bei Pilularia pilulifera: die Früchte liegen hier auf oder in der Erde; sie springen vom Scheitel aus vierklappig auf und entlassen einen hyalinen zähen Schleim, der wenn die Früchte in der Erde verborgen sind, allein hervortritt und einen runden sich tagelang vergrössernden Tropfen bildet; in diesem Schleimtropfen steigen die Macro- und Microsporen empor, hier keimen sie und erst nach stattgehabter Befruchtung zerfliesst der Schleimtropfen, die befruchteten Macrosporen bleiben auf dem Boden liegen und werden einstweilen durch die Wurzelhaare der Prothallien an ihm befestigt, bis die ersten echten Wurzeln der Embryonen in den Boden eindringen.

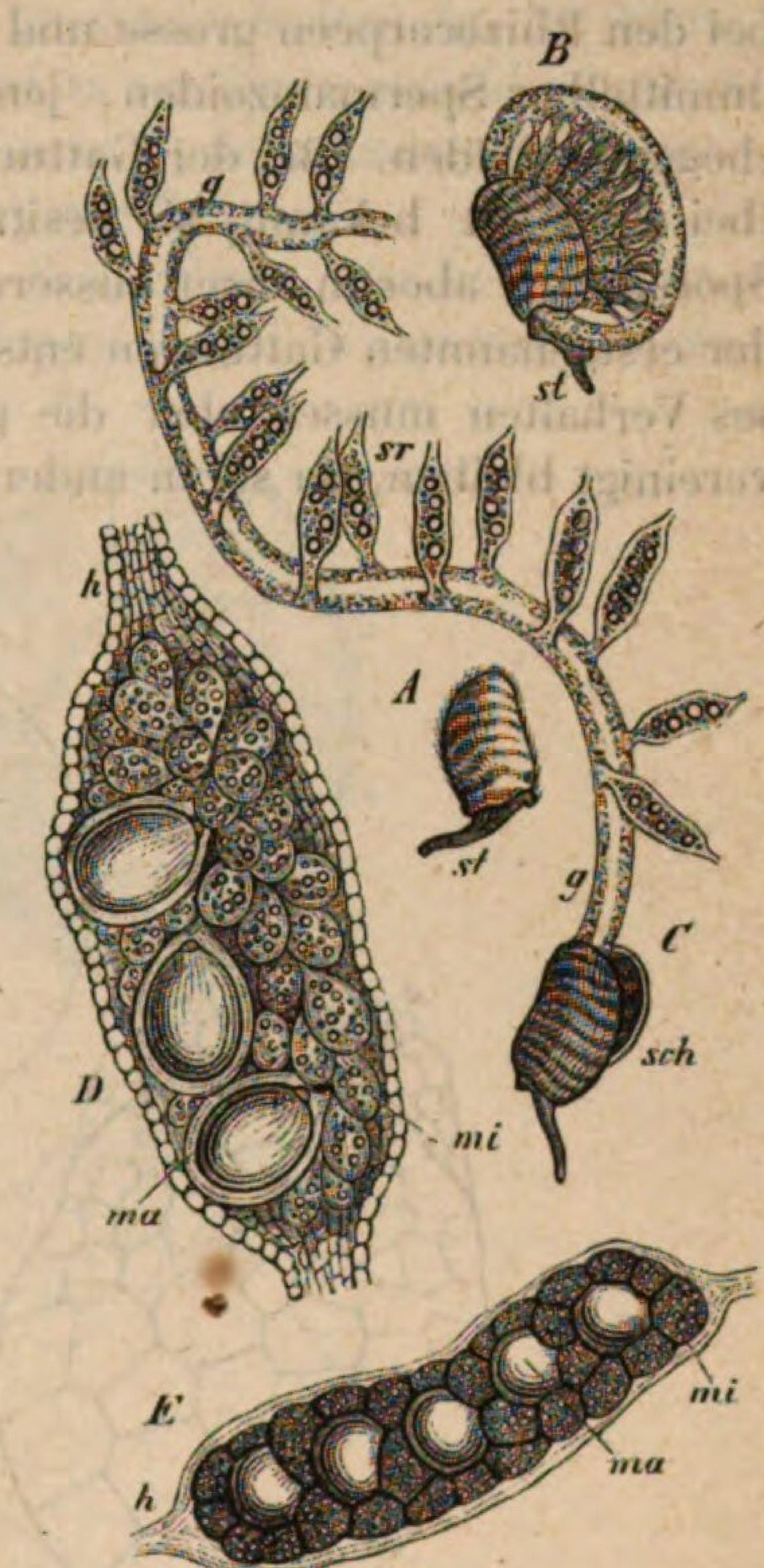


Fig. 284. Marsilia salvatrix: *A* eine Frucht in natürl. Gr.; *st* der obere Theil ihres Stiels; *B* eine im Wasser aufgesprungene Frucht lässt den Gallertring hervortreten (diess nach Hanstein); *C* der Gallertring *g* ist zerrissen und ausgestreckt, *sr* die Sorusfächer, *sch* Fruchtschale; *D* ein Säckchen (Fach) mit seinem Sorus aus einer unreifen Frucht; *E* ein solches aus einer reifen Frucht; *mi* Microsporangien, *ma* Macrosporangien.

Classe 11.

Die Lycopodiaceen[1]).

1) Die geschlechtliche Generation der Lycopodiaceen ist bis jetzt nur bei den Gattungen Selaginella und Isoëtes bekannt; hier werden, ähnlich wie bei den Rhizocarpeen grosse und kleine Sporen erzeugt, von denen die letzteren unmittelbar Spermatozoiden, jene ein die Spore erfüllendes Prothallium mit Archegonien bilden. Bei der Gattung Lycopodium ist nur der Anfang der Keimung (bei einer Art) bekannt, sie besitzt gleich Tmesipteris und Psilotum nur einerlei Sporen, die aber in ihrer äusseren Beschaffenheit den (männlichen) Microsporen der erstgenannten Gattungen entsprechen. Bis zur weiteren Aufklärung über dieses Verhalten müssen aber die genannten Gattungen sämmtlich in einer Classe vereinigt bleiben, da sie in anderer Beziehung wesentlich übereinstimmen.

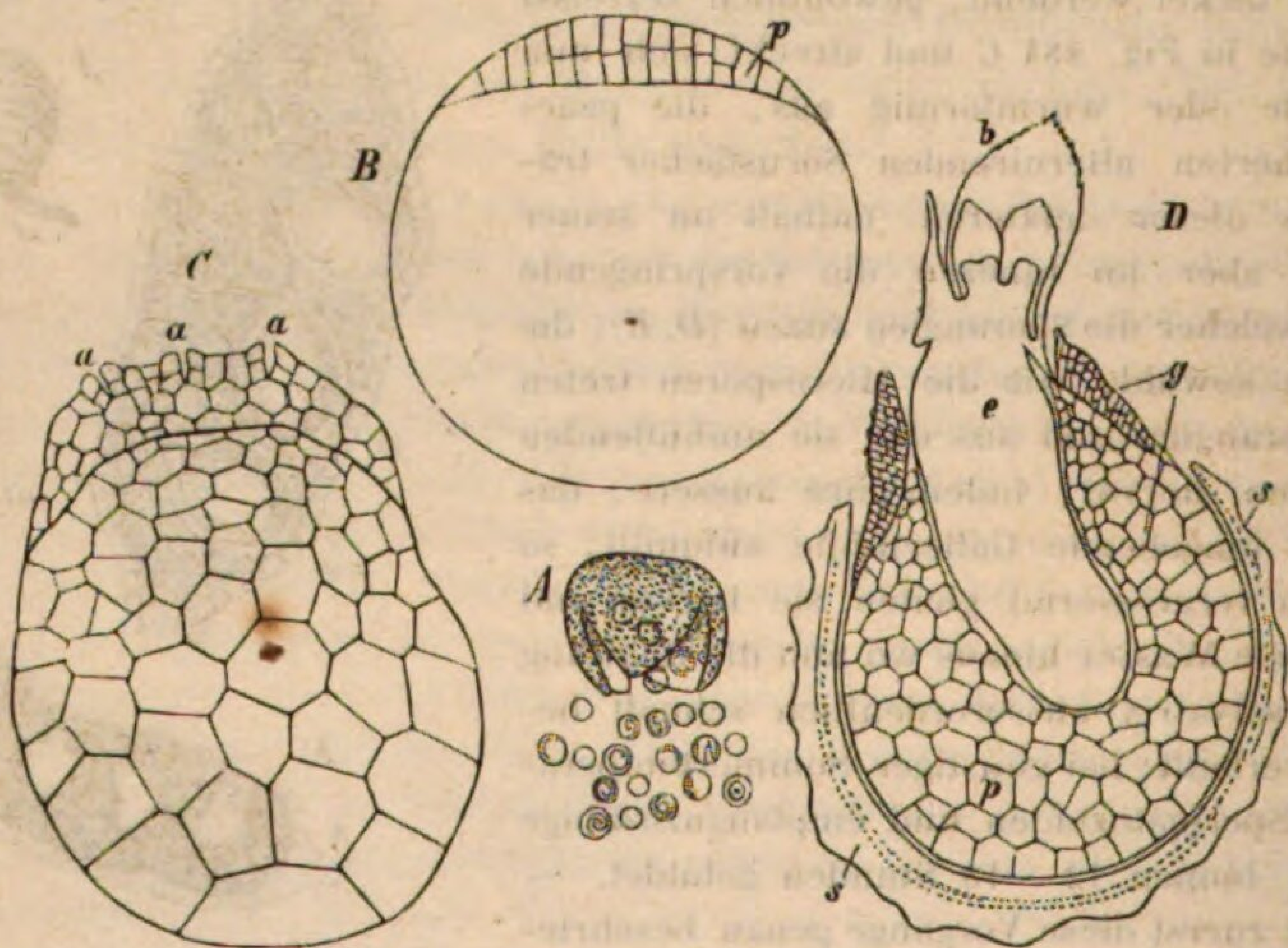


Fig. 285. Keimung von Selaginella: *A* Microspore 5½ Monate nach der Aussaat von Selaginella helvetica (400); *B* Macrospore kurz nach der Aussaat längs durchschnitten von Selaginella helvetica (200); *C* Prothallium von Selaginella Martensii sechs Monate nach der Aussaat. *D* Macrospore, Prothallium und Embryo von Selaginella denticulata. — *p* überall Prothallium, *a a* Archegonien, *e* Embryo, *b* Blatt, *s* Exosporium. (nach Hofmeister).

Die Microsporen von Isoëtes (lacustris) bilden aus ihrem gesammten Protoplasma zwei bis vier Zellen, die entweder ohne sich zu contrahiren durch Querwände geschieden werden und innerhalb der länglichen Spore in einer Reihe

1) Hofmeister: Vergl. Unters. 1851. — Mettenius: Filices horti bot. Lipsiensis 1856. — C. Cramer: Ueber Lycopod. Selago (in Nägeli's und Cramer's pfl. phys. Unters. Heft 3. 1855). — Hofmeister: Entwickelungsgesch. d. Isoëtes lacustris (Abhandl. d. k. Sächs. Ges. d. Wiss. IV, 1855). — De Bary: Ueber die Keimung der Lycopodien (Berichte der naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. Br. 1858. Heft IV.). — Nägeli u. Leitgeb: Ueber Entstehung u. Wachsth. d. Wurzeln bei den Gefässkryptog. (Sitzungsber. d. königl. bayer. Akad. München 1866. 15. Dec.). — Milde: Filices Europae et Atlantidis (Leipz. 1867). — H. v. Mohl: Ueber den Bau des Stammes von Isoëtes lacustris (in Verm. Schriften 1845). — Mettenius über Phylloglossum (Bot. Zeitung 1867).

liegen, oder sich abrundend frei im Sporenraume schwimmen (Hofmeister); nach mündlicher Mittheilung Millardet's soll eine dieser Zellen vegetativ bleiben, während sich aus jeder der anderen ein oder zwei Spermatozoiden bilden, welche nach dem Aufspringen des Exosporiums frei ins Wasser austreten. Bei Isoëtes lacustris geschieht diess etwa vier Wochen nach dem Freiwerden der Microsporen aus den Microsporangien durch deren Verwitterung; bei Selaginella helvetica sah Hofmeister dagegen erst fünf Monate nach der Aussaat (auf feuchtem Boden) in den Microsporen zahlreiche sphärische Zellchen, in deren jedem ein Spermatozoid entstand; die Spermatozoiden sind schlanke, dünne, an einem Ende peitschenförmig auslaufende, einige Mal schraubig gewundene bewimperte Fäden.

Die Macrosporen erzeugen das weibliche Prothallium. In noch höherem Grade als bei den Rhizocarpeen ist dieses ein endogenes Gebilde; es zeigt in die-

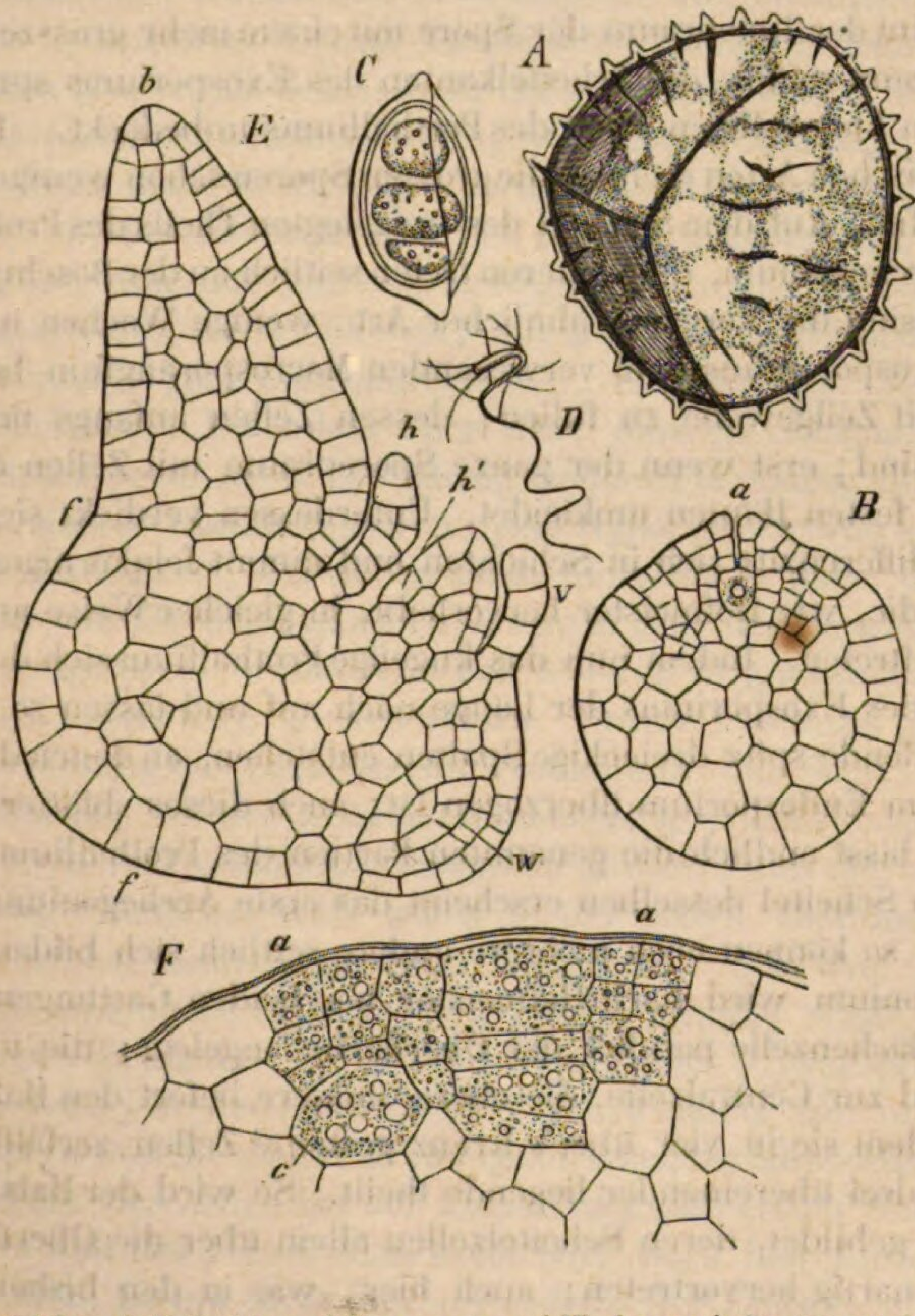


Fig. 286. Isoëtes lacustris nach Hofmeister: *A* Macrospore zwei Wochen nach der Aussaat, in Glycerin durchsichtig gemacht (60); *B* Längsschnitt des Prothalliums, vier Wochen nach der Aussaat, *a* Archegonium (40). — *C* Microspore vier Wochen nach der Saat, die Mutterzellen der Spermatozoiden enthaltend (500); *D* Spermatozoid. — *E* Längsschnitt des Embryos (200), *w* Wurzel, *f* Fuss, *b* das erste Blatt, *h* dessen Ligula, *v* dessen Scheide; *h'* Ligula des zweiten Blattes. — *F* Scheitel eines Prothalliums mit jungen Archegonien *a a*; *c* Centralzelle des Archegonium. (300).

ser Hinsicht und in der Art seiner Entstehung eine noch grössere Aehnlichkeit mit dem Endosperm der Coniferen und der Samenpflanzen überhaupt. Wahrscheinlich entstehen die ersten Zellen des Prothallium durch freie Zellbildung (was auch bei

den Marsiliaceen nach Hanstein geschieht) aus einer Ansammlung von Protoplasma im Scheitelwinkel der Spore, wo äusserlich die Kanten des Exosporiums zusammentreffen. Bei den Selaginellen findet man schon zu der Zeit, wo die Macrosporen noch in den Sporangien liegen, die Scheitelregion ihres inneren Raumes von einem kleinzelligen Gewebe ausgekleidet (Fig. 285, *B*, *p*), dessen Zellen mit Protoplasma und Oeltropfen dicht erfüllt sind; bei Selaginella lepidophylla gelang es mir häufig, durch Erwärmen in Kalilösung die Exosporien zu sprengen und die ziemlich derben Endosporien als sphärische Säcke austreten zu lassen; sie sind um die genannte Zeit an ihrem ganzen Umfang bereits mit einem zartwandigen Gewebe ausgekleidet, während der Innenraum der Macrosporen noch mit grossen Oeltropfen erfüllt ist. Die weitere Entwickelung des Prothalliums der Selaginellen findet nach Hofmeister erst nach dem Ausfallen der Macrosporen statt und schreitet bei S. helvetica so langsam fort, dass die Geschlechtsreife erst nach sechs bis sieben Monaten eintritt. Um diese Zeit erscheint der Innenraum der Spore mit einem mehr grosszelligen Gewebe theilweise oder ganz erfüllt, die Scheitelkanten des Exosporiums springen auf und lassen den oberen kleinzelligen Theil des Prothalliums unbedeckt. (Bei S. Martensi und anderen tropischen Arten »keimen die grossen Sporen schon wenige Wochen nach der Aussaat«. Hofm.) Auf dem Scheitel des freigelegten Theils des Prothalliums entsteht das erste Archegonium, die späteren treten seitlich an der Böschung auf. — Bei Isoëtes lacustris sind die Vorgänge ähnlicher Art: wenige Wochen nach dem Freiwerden der Macrosporen aus dem verwesenden Macrosporangium beginnt ihr Innenraum sich mit Zellgewebe zu füllen, dessen Zellen anfangs noch sämmtlich nackt (hautlos) sind; erst wenn der ganze Sporenraum mit Zellen erfüllt ist, erscheinen sie von festen Häuten umkleidet. Unterdessen verdickt sich die Haut des Endosporiums, differenzirt sich in Schichten und nimmt feinkörniges Ansehen an, Erscheinungen, die, wie Hofmeister hervorhebt, in gleicher Weise am Embryosack der Coniferen auftreten. Indem nun das kugelige Prothallium sich dehnt, springen die drei Kanten des Exosporiums der Länge nach auf und lassen so drei im Scheitel zusammentreffende spitz dreieckige Spalten entstehen, an denen das Prothallium nur noch von dem Endosporium überzogen ist; auch dieses »blättert sich ab«, erweicht sich und lässt endlich die genannten Partien des Prothalliums frei zu Tage treten. Auf dem Scheitel desselben erscheint das erste Archegonium, wird dieses nicht befruchtet, so können noch mehrere andere seitlich sich bilden.

Das Archegonium wird nach Hofmeister bei beiden Gattungen durch Theilung einer Oberflächenzelle parallel der Oberfläche angelegt; die untere, innere Tochterzelle wird zur Centralzelle, die obere, äussere liefert den Halstheil des Archegoniums, indem sie in vier über's Kreuz gestellte Zellen zerfällt, deren jede sich in zwei bis drei übereinander liegende theilt. So wird der Hals von vier kurzen Längsreihen gebildet, deren Scheitelzellen allein über die Oberfläche des Prothalliums papillenartig hervortreten; auch hier, wie in den bisher betrachteten Classen treten die vier Halszellreihen mit ihren axilen Kanten auseinander, um den Halscanal zur Zeit der Empfängniss zu bilden. Auch hier nimmt Hofmeister die Neubildung einer Zelle in der Centralzelle des Archegoniums an, einer Zelle, die den gesammten Inhalt derselben in sich aufnimmt und so zu dem die Centralzelle erfüllenden Ei (Keimbläschen) wird.

Die Keimung der Spore von Lycopodium inundatum wurde von De Bary beobachtet. Das Endosporium dehnt sich aus und tritt als ungefähr kugelige Blase

aus dem tief dreilappig aufgerissennen Exosporium hervor. Jenes theilt sich durch eine ebene Scheidewand in eine halbkugelige Basalzelle, die sich nicht weiter verändert, und eine äussere Zelle, die als Scheitelzelle fortwachsend durch nach zwei Seiten geneigte Wände zwei kurze Reihen alternirender Segmente bildet; jedes Segment wird durch eine tangentiale Wand in eine innere und eine äussere Zelle zerlegt, so dass das Prothallium endlich aus vier kurzen, eine axile Reihe darstellenden Zellen besteht, die von zwei Reihen seitlicher Zellen, der Basalzelle und der Scheitelzelle umgeben sind. Weitere Entwickelungsstufen aufzufinden, gelang nicht, es ist daher noch unmöglich, über die wahre Natur dieses Gebildes zu urtheilen; möglich wäre es ja, dass sich die Lycopodien zu den Selaginellen etwa so verhielten, wie Salvinia zu den Marsiliaceen; auch Salvinia bildet ein Prothallium, welches ausserhalb der Spore noch kräftig fortwächst, während die Marsiliaceen ein solches Wachsthum nicht zeigen. Viel auffallender ist die Thatsache, dass die Lycopodieen (Lycop. Tmesipteris, Psilotum) eben nur eine Art von Sporen erkennen lassen; sie desshalb zu der ersten Abtheilung der Gefässkryptogamen (den Isosporeen) zu stellen, wäre gewiss ungerechtfertigt, denn die blosse Nichtkenntniss eines noch so wichtigen Verhältnisses kann niemals die zahlreichen bekannten Verwandtschaftsbande zwischen den Selaginellen und Lycopodien aufheben. Spring hat, wohl aus ähnlicher Erwägung, sogar die Ansicht ausgesprochen, es möchten gegenwärtig die weiblichen, mit Macrosporen versehenen Exemplare der echten Lycopodien ganz ausgestorben sein, eine Ansicht, gegen die sich sehr Vieles einwenden lässt, besonders aber das, dass die Selaginellen und Isoëten (gleich den Rhizocarpeen) nicht zweihäusig, sondern einhäusig sind bezüglich der Production von Macro- und Microsporen; jene Hypothese würde also noch die Annahme der Zweihäusigkeit, für die es keine hinreichend nahe liegende Analogie giebt, verlangen; die Zweihäusigkeit in diesem Sinne tritt erst bei den Samenpflanzen (Phanerogamen) auf und fehlt den höheren Kryptogamen.

2) Sporenbildende Generation. Unsere Kenntniss der ersten Anlage und der Weiterbildung des Embryos im Prothallium von Selaginella und Isoëtes beruht ausschliesslich auf den Angaben Hofmeister's, denen zufolge die Orientirung des Embryos im Prothallium wesentlich abweicht von der aller anderen Gefässkryptogamen. Zunächst wäre schon in der ersten Theilung der Eizelle ein wichtiger Unterschied insofern gegeben, als dadurch nicht eine vordere und eine hintere, sondern eine obere und eine untere Zelle gebildet wird; die erste Wand ist nach Hofmeister bei Isoëtes gegen die Längsaxe des Archegoniums nur »etwas geneigt«; dann wird jede der beiden Zellen rechtwinkelig zur vorigen Wand getheilt; der Embryo besteht dann aus vier Quadranten bei ellipsoidischem Gesammtumriss. Wie diese vier Zellen bei der Entstehung der ersten Wurzel, des ersten Blattes, der Axe und des Fusses (den Hofmeister auch hier für die primäre Axe hält) sich verhalten, ist mir nicht klar geworden. Der Embryo (Fig. 286, *E*) liegt später so, dass seine Wurzel *w* rechts oben neben dem Archegonienhals, das erste Blatt *b* links unten zu finden ist; der Fuss *f* ist dem Grunde des Prothalliums zugekehrt, woraus der Leser das Weitere folgern kann, um die Vergleichung der homologen Theile von Salvinia und Marsilia zu bewerkstelligen. — Noch viel abweichender verhalten sich die Selaginellen und zugleich zeigt hier die Embryoanlage eine auffallende Aehnlichkeit mit der der Phanerogamen: die obere der beiden ersten Embryonalzellen theilt sich nicht weiter, sondern streckt sich ab-

wärts in Richtung der Archegoniumaxe, die untere wächst als Scheitelzelle in derselben Richtung fort, durch Quertheilungen einen kurzen Zellenfaden (den Vorkeim) bildend, der in das Gewebe des Prothallium sich einbohrt. Die abwärts gerichtete Scheitelzelle dieses Vorkeimes erzeugt dann einen Gewebekörper, den Hofmeister als primäre Axe bezeichnet, die also abwärts gerichtet ist; ihre Entwickelung hört früher auf und seitlich aus ihr sprosst die erste blättertragende Axe hervor, die sich aufwärts wendet und aus dem Prothallium hervorwächst, wie Fig. 285 *D*, *e* in einem schon vorgerückteren Zustande es darstellt. Noch bevor der Scheitel zu Tage tritt, bilden sich unter ihm die ersten beiden opponirten Blätter, darauf erfolgt die erste Gabeltheilung des jungen Stammes.

Die äussere Gliederung der Lycopodiaceen ist bei den verschiedenen Gattungen sehr verschieden. Bei Isoëtes ist das Längenwachsthum des Stammes ein höchst beschränktes, Internodien werden gar nicht gebildet, dabei findet ein lange dauerndes Dickenwachsthum des Grundgewebes statt, besonders längs zweier oder dreier Längslinien des Stammes, so dass hier zwei oder drei breite Lappen seitlich und abwärts hervortreten, zwischen denen ebenso viele Furchen liegen. Dieser kurze und breite Stamm endigt oben in einer Scheitelzelle, welche bei den zweifurchigen Arten zweireihig liegende, bei den dreifurchigen Arten dreireihig geordnete Segmente bildet. Nach Hofmeister, dem diese Angabe entlehnt ist, sind die Hauptwände der Scheitelzelle, also auch die breiten Seiten der Segmente den Stammfurchen zugewendet[1]), wie sich diess aber mit der wenigstens später schraubigen und complicirten Blattstellung von anderer Divergenz als $^1/_2$ oder $^1/_3$

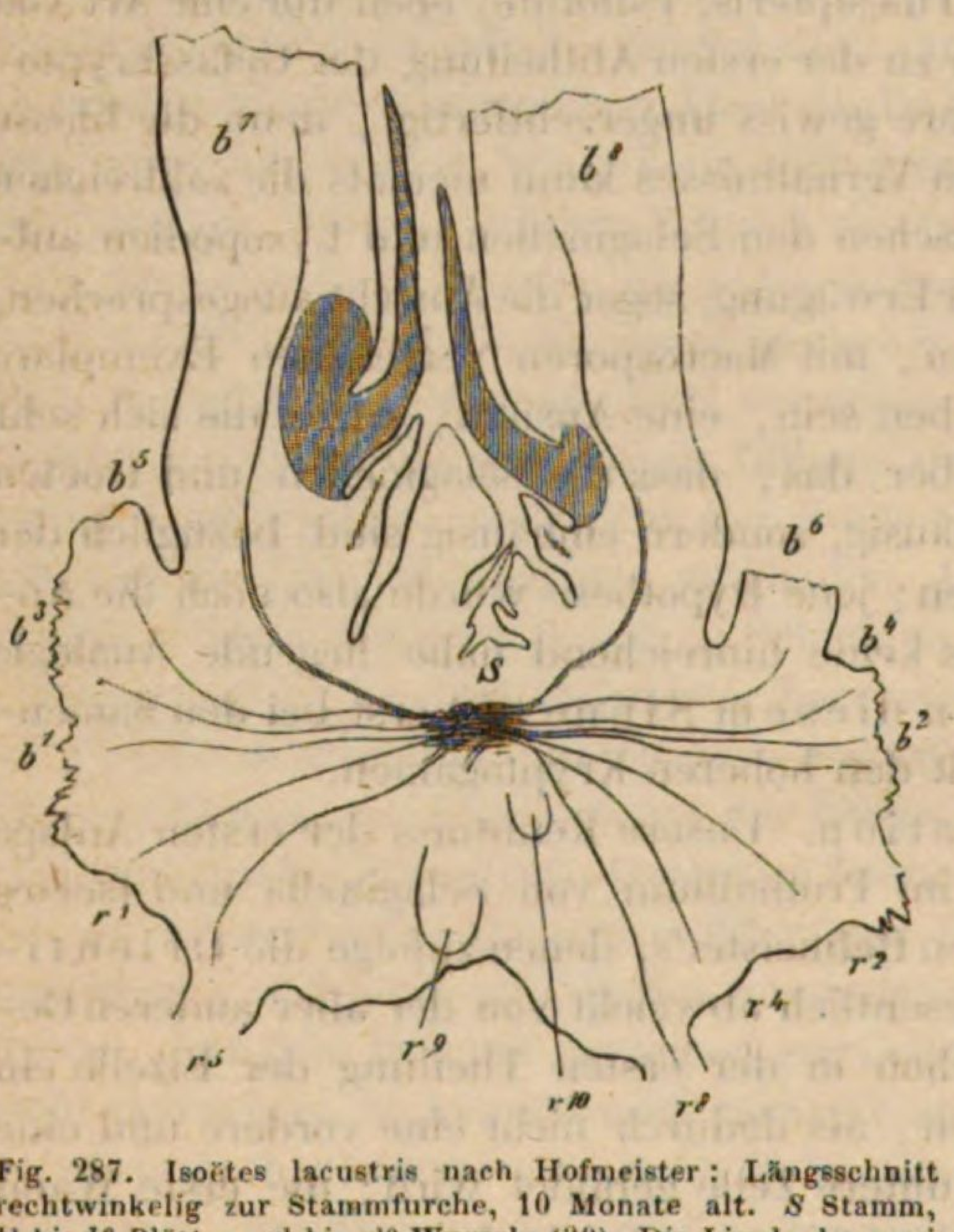


Fig. 287. Isoëtes lacustris nach Hofmeister: Längsschnitt rechtwinkelig zur Stammfurche, 10 Monate alt. *S* Stamm, b^1 bis b^8 Blätter, r^1 bis r^{10} Wurzeln (30). Die Ligula der zwei entwickelten Blätter ist schraffirt.

verträgt (insofern ein Blatt einem Segmente entspricht) ist mir aus seiner Darstellung nicht ersichtlich. Das Ende des Stammes ist seiner mit Blättern dicht besetzten Peripherie tief eingesenkt. Die Blätter erheben sich aus scheidiger Basis als lange, oben zugespitzte Kegel, die unmittelbar über ihrer concaven Basis eine Ligula tragen; sie werden bei I. lacustris ungefähr ein Jahr vor ihrer Entfaltung angelegt. — Wurzeln werden innerhalb des kurzen Stammes successive in grosser Zahl erzeugt und treten längs der Furchen reihenweise hervor; sie werden in acropetaler Reihenfolge angelegt (vergl. Hofm. und Mohl l. c.). Die Wurzeln verzwei-

1) Hofmeister l. c. p. 156.

gen sich gabelig, während der Stamm der Isoëten sich niemals weder durch normale Endverzweigung, noch durch Adventivknospen verästelt; die Isoëten stehen in dieser Hinsicht ganz vereinzelt im Pflanzenreich da [1]), was um so mehr auffällt, als sich die sonst nahe verwandten Selaginellen, viele Lycopodien und Psilotum vielfach verzweigen und manche, wie Lycopodium Selago und Phylloglossum sich selbst durch (adventive) Knospen vermehren.

Bei den Selaginellen, Lycopodium und Psilotum bleibt der Stamm dünn, verlängert sich aber rasch und bildet meist deutliche Internodien zwischen den zahlreichen und kleinen Blättern. Das Stammende der Selaginellen erhebt sich als schlanker Kegel über die jüngsten Blätter und endigt in einer deutlich charakterisirten Scheitelzelle, aus welcher z w e i Reihen alternirender Segmente hervorgehen; auch die jungen Blätter wachsen durch eine Scheitelzelle fort, die sich durch alternirend auf- und abwärts geneigte Wände theilt. Ein ähnliches Verhalten zeigen Psilotum und manche Arten von Lycopodium, wie L. inundatum (Hofmeister) und L. chamaecyparissus (Sachs). Das von Cramer untersuchte L. Selago hat dagegen einen flachen Stammscheitel, auf dem keine Scheitelzelle zu erkennen ist, es scheint vielmehr, dass hier das Längenwachsthum durch mehrere Zellen vermittelt wird.

D i e E n d v e r z w e i g u n g des Stammes der genannten Gattungen ist d i c h o t o m i s c h, oberhalb des jüngsten Blattes treten an Stelle des bisherigen zwei neue Vegetationspuncte auf; die Zahl der Dichotomieen ist aber viel geringer als die der Blätter, d. h. jeder Gabelast bildet erst eine grössere, zuweilen eine sehr grosse Zahl (Lycopodium) von Blättern, bevor eine neue Dichotomie auftritt, ähnlich wie bei Pteris aquilina und Aspidium filix mas. Bei den Selaginellen (denen sich Psilotum [2]) und vielleicht manche Lycopodien anschliessen) wird die Gabelung des Stammendes nach dem vielgenannten Autor dadurch eingeleitet, dass die Scheitelzelle, statt wie sonst durch schiefe Wände, plötzlich durch eine senkrechte halbirende Wand sich theilt; in jeder der beiden gleichwerthigen Zellen erfolge die Theilung noch ein oder wenige Male in gleicher Weise; es entstehe eine Querreihe von tafelförmigen, aufrecht gestellten Zellen quer über den Stammscheitel, von denen die am meisten rechts und links liegenden zu den neuen Scheitelzellen werden, indem in ihnen wieder die alternirend schiefen Theilungen auftreten. Ich habe wiederholt an S. Martensii Seitenansichten von Stammenden vor mir gehabt, die dem eben beschriebenen Zustand entsprechen; es scheint aber, dass der eine beider Gabeläste gleich anfangs gefördert wird, der andere zurückbleibt: das sich zur Gabelung vorbereitende Stammende müsste quer abgestutzt erscheinen, statt dessen fand ich es immer schief abgestutzt, die eine neue Scheitelzelle höher als die andere liegend. Bei Lycopodium Selago, wo eine Scheitelzelle nicht zu erkennen ist, treten nach Cramer auf dem quer abgeflachten Stammende zwei papillenförmige Erhebungen des Gewebes, als erste Anfänge der neuen Gabelzweige,

1) Eine Annäherung an dieses Verhalten zeigten schon die Ophioglosseen, bei denen zwar wie bei O. vulgatum und pedunculosum wurzelbürtige Adventivknospen, aber keine Endverzweigungen des Stammes vorkommen; auch Salvinia hat keine Endverzweigungen, ihre Seitensprosse kommen aus den Wasserblättern, in gewissem Sinne schliessen sich hier auch die Equiseten an, deren Seitenzweige in dem Gewebe der Blattbasis angelegt werden, während der Stamm oberhalb des jüngsten Blattes sich niemals verzweigt.

2) Vergl. jedoch unten über Psilotum.

auf; die successiven Dichotomieen liegen hier nicht in einer Ebene, sondern können alle möglichen Winkel untereinander machen; es scheint diess auch bei anderen Arten dieser Gattung so zu sein, während die sämmtlichen Dichotomieen der meisten Selaginellen in eine Ebene fallen, die ihrerseits rechtwinkelig zum einfallenden Licht oder horizontal liegt. — Die Gabeläste der Lycopodiaceen erfahren meist eine sympodiale Ausbildung, indem bei den successiven Dichotomieen bald der Zweig der einen, bald der der anderen Seite zurückbleibt, während der andere stärker wächst; indessen pflegt die so entstehende Scheinaxe (die aus den Podien der einzelnen Dichotomieen besteht) noch lange Zeit zickzackförmig hin und her geknickt zu sein und so ihren wahren Ursprung zu verrathen (z. B. Selaginella Martensii). — Die später abfallenden Brutknospen oder Bulbillen von Lyc. Selago sind wahrscheinlich Erzeugnisse der Blätter, nicht des Stammes, sie stehen scheinbar axillär, aus Cramer's Beschreibung und Abbildungen scheint aber hervorzugehen, dass sie der Basis des betreffenden Blattes selbst entspringen, wenigstens weist darauf auch der Umstand hin, dass die Gefässbündel der Adventivknospe nicht aus dem des Stammes, sondern aus dem des Blattes entspringen. Der weitere Umstand, dass sich an den ersten Blättern eines Jahrestriebes (der Jahrelang ohne zu dichotomiren fortwachsen kann) Sporangien, an den späteren Bulbillen entwickeln, scheint ferner die Annahme zu rechtfertigen, dass diese letzteren morphologisch denselben Ort einnehmen wie die Sporangien, die bei Lycopodium unzweifelhaft blattbürtig aber nicht axillär sind. — Bei Phylloglossum endlich erhebt sich aus einem Knollen der kurze Laubstengel, mit mehreren in einen (Schein-) Quirl gestellten Blättern, verlängert sich darauf zu einem schlanken, blattlosen Schaft, der oben eine sechszeilige Sporangienähre trägt; eine echte Verzweigung scheint nach Mettenius an dieser Axe nicht vorzukommen; es bildet sich aber an einem der Laubblätter eine Ersatzknospe, deren Basis knollig anschwillt; gegenüber dieser Knospe entsendet der Stamm eine Wurzel.

Die Blätter der Lycopodiaceen sind ungestielt, aus breiter Basis sich zuspitzend; bei Isoëtes wird die Basis scheidig umfassend, bei den echten Lycopodien geht die Unterseite des Blattgewebes continuirlich in die Rindenschicht des Stammes über, die äussere Partie des Stammgewebes erscheint geradezu als von den Blättern gebildet, während bei den Selaginellen eine schärfere Abgrenzung des Internodial- und Blattgewebes eintritt [1]), auch ist hier die breite Blattbasis nur mit ihrer Mediane dem Stamm inserirt. Die Insertion ist quer zum Stamm, bei den Selaginellen machen aber die Blätter zweier Reihen häufig eine Drehung, so dass ihre Lamina der Stammaxe parallel liegt. — Bei Isoëtes und Selaginella bildet jedes Blatt auf seiner Innenseite nahe seiner Basis einen breiten, häutigen Auswuchs, eine Ligula. — Eine Metamorphose der Blätter in dem Sinne, wie wir sie bei den Phanerogamen, zumal den Angiospermen so ausgesprochen finden, tritt auch bei dieser höchst entwickelten Classe der Kryptogamen nur in geringem Grade auf; die Hunderte und Tausende von Blättern, die an einem Lycopodienstock nach und nach entstehen, sind einander völlig gleich, bei den Isoëten ist es ähnlich; die Selaginellen bilden zwei Reihen grössere und zwei Reihen kleinere Blätter, in jeder Reihe bleiben sie aber gleichartig; nur die Sporangien tragenden

1) Indessen scheinen auch hier der Anlage nach eigentliche Interfoliarstücke des Stammes nicht vorhanden zu sein.

Blätter der fertilen Sprosse sind häufig auch in ihrer äusseren Erscheinung verändert, bei mehreren Lycopodien werden sie mehr gelblich gefärbt, das fertile Ende des Sprosses erhebt sich bei L. Chamaecyparissus, clavatum u. a. auf einem Axentheil, der mit kleineren und weiter von einander entfernten Blättchen besetzt ist; bei anderen Lycopodien ist dergleichen nicht vorhanden; ähnlich sind die Verhältnisse bei den Selaginellen; bei Isoëtes sind die periodisch wechselnden sterilen und fertilen Blattcyclen einander gleich oder jene auf ihre Vagina reducirt (Phylladen, Milde l. c.). Die sehr kleinen Blätter von Psilotum sind einspitzig, wenn sie Sporangien tragen zweitheilig (Mettenius l. c.); grösser ist der Unterschied bei Phylloglossum, wo der basale Wirtel aus grossen langen Laubblättern, die fertile gipfelständige Aehre aus sehr kurzen, breiten Blättchen besteht.

Die Blattstellung ist noch nicht auf die Wachsthumsvorgänge am Stammende zurückgeführt; es ist nicht bekannt, ob jedes Segment der Scheitelzelle ein Blatt bildet oder welche Segmente diess thun; bei vielen Selaginellen stehen die Blätter in vier geraden alternirenden Längsreihen, deren genetische Beziehung zu den zweireihigen Segmenten des Stammes noch nicht hinreichend aufgeklärt scheint. Bei Is. lacustris stehen die Blätter der jungen Pflanze zweizeilig, entsprechend der zweizeiligen Segmentirung der Scheitelzelle, bei den dreifurchigen Arten dreizeilig, den drei Segmentreihen der Scheitelzelle entsprechend (Hofm.), die Blätter älterer Pflanzen aber stehen in einer Spirale mit den Divergenzen $^1/_3$, $^2/_5$, $^3/_8$, $^5/_{13}$, $^8/_{21}$, ohne dass eine entsprechende Drehung des Stammgewebes oder der Scheitelzelle nachgewiesen wäre, worauf ich schon oben hinwies. — Die erstarkten Aeste von Lycop. Selago besitzen acht- oder zehnzeilig gestellte Blätter, je vier oder fünf Blätter bilden einen Scheinquirl, die Quirle alterniren also; die Gabeläste beginnen mit dreigliederigen Quirlen, auf diese folgen viergliedrige, und häufig zum Schluss noch fünfgliedrige; kräftige Zweige fangen auch gleich mit viergliedrigen Quirlen an und fahren mit fünfgliedrigen fort. Alle diese Quirle sind aber nur scheinbare, also durch ungleiches Längenwachsthum des Stammes entstanden, die Blätter entstehen in schraubiger Folge; an den beiden Aesten einer Dichotomie kann die Windung der Schraube mit der des Podiums homodrom sein, oder sie ist an dem einen Ast antidrom.

Die Wurzeln der Lycopodiaceen zeigen sehr merkwürdige morphologische Verhältnisse: es sind die einzigen bis jetzt bekannten echten Wurzeln, deren Verzweigung eine gabelige ist, wobei die successiven Gabelungen in sich kreuzenden Ebenen liegen; eine zweite Merkwürdigkeit sind die Wurzelträger der Selaginellen und die wurzelähnlichen Stammsprosse von Psilotum. Alle diese Verhältnisse sind von Nägeli und Leitgeb (l. c.) untersucht.

Psilotum triquetrum ist ein völlig wurzelloser Strauch, der aber zahlreiche unterirdische Sprosse bildet, welche den Dienst der Wurzeln versehen und diesen ungemein ähnlich sind. An den der Bodenoberfläche näher hinziehenden Rhizomsprossen bemerkt man mit der Lupe winzig kleine Blätter von weisslicher Farbe und pfriemlicher Gestalt; die tiefer liegenden, wurzelähnlichen Sprosse haben ein stumpferes Ende und lassen auch mit der Lupe keine Spur von Blättern erkennen; während bei jenen der anatomische Bau noch dem der echten Stammaxen dieser Pflanze entspricht, sind bei den letztgenannten die Gefässstränge, wie bei echten Wurzeln in eine axile Gruppe vereinigt. Die noch mit sichtbaren Blattrudimenten versehenen Sprosse können sich aufwärts wenden, ergrünen und in

gewöhnliche Laubsprosse sich umwandeln, die wurzelähnlichen Triebe, die sonst dünner sind, können sich ebenfalls aufwärts wenden, dabei dicker werden und das Ansehen gewöhnlicher, oberflächlicher Rhizomsprosse annehmen. In diesem Puncte also unterscheiden sie sich schon von echten Wurzeln, noch mehr aber durch den Mangel einer Wurzelhaube; sie endigen in einer Scheitelzelle, die nach verschiedenen Richtungen hin alternirend schiefe Segmente bildet. Das Wichtigste aber ist, dass diese Sprosse wirklich Blattanlagen besitzen, diese bestehen aber nur aus wenigen Zellen, die nicht über die Oberfläche hervorragen, sondern im Gewebe versteckt bleiben. Man erkennt sie am besten im Längsschnitt, wo sie aus einer Scheitelzelle und aus zwei bis fünf Zellen in der charakteristischen Anordnung der Blätter bestehen. Solche wenigzellige Blattanlagen kommen auch an den gewöhnlichen Rhizomsprossen vor, wo sie sich aber weiter entwickeln, zumal wenn das Sprossende über den Boden hervortritt. Die wurzelähnlichen Sprosse verzweigen sich wie die gewöhnlichen, es wird aus einer der Scheitelzelle zunächst liegenden Zelle durch eine schiefe Wand eine Zelle abgeschnitten, welche der Anfang des neuen Sprosses ist. Vergleicht man diese wurzelähnlichen Sprosse mit denen der Hymenophylleen (nach Mettenius) und mit den echten Wurzeln der Neottia nidus avis, die an ihrer Spitze später in eine blattbildende Knospe übergehen, so kann man kaum noch zweifeln, dass die echten Wurzeln metamorphosirte, blattlos gewordene Stämme sind, die sich schliesslich noch mit einer Wurzelhaube bedeckt haben; diese ersetzt den Schutz, den die jungen Blätter dem fortwachsenden Scheitel unterirdischer Blattaxen sonst gewähren. — Zu demselben Schluss führt die Betrachtung der sogen. Wurzelträger mancher Selaginellen. Die Arten dieser Gattung besitzen sämmtlich echte Wurzeln, bei einigen Arten aber, zu denen S. Martensii und hortensis gehören, entstehen die echten Wurzeln erst an einem Gebilde, welches Nägeli Wurzelträger nennt und dem die Wurzelhaube noch fehlt. Die Wurzelträger entstehen zu je zwei an den Gabeltheilungen des Stammes opponirt, einer auf der Unter- (Schatten-) Seite, einer auf der anderen Seite; meist jedoch fehlt einer derselben, bald der obere, bald der untere. Sie sind bleich oder röthlich gefärbt, wachsen abwärts (dem Schatten zu, Sachs) und sind völlig blattlos, aber ihr Scheitel völlig nackt; sie haben gleich der Stammspitze eine Scheitelzelle, die sich durch wechselnd rechts und links geneigte Wände theilt; sie werden schon am Scheitel des Stammes fast gleichzeitig mit der Gabeltheilung desselben angelegt (kommen aber viel später erst zum Vorschein). Sie gabeln sich bei Selag. Martensii nach meinen Beobachtungen gewöhnlich schon zu der Zeit, wo sie noch in der Luft fortwachsen, gewöhnlich bleiben aber die Gabeläste so kurz, dass das zwei- bis vierästige Ende nur schwach zwei- bis vierlappig oder einfach quer abgestutzt, ein wenig eingekerbt erscheint. Wenn die Wurzelträger endlich mit ihren Enden in die Erde eindringen, so schwellen diese an, dabei wird das Gewebe aufgelockert, indem die Zellhäute gallertig werden. Nun erst entwickeln sich die eigentlichen Wurzeln, die schon vor einiger Zeit im Innern der Trägerenden angelegt wurden und jetzt das aufgelockerte Gewebe durchbrechen (Nägeli); man kann dieses Verhalten aber auch so auffassen, dass die Enden des schon vorher gegabelten Trägers erst dann, wenn er in den Boden eindringt, auch Wurzelhauben bildet; man hat also hier den entgegengesetzten Fall wie bei Neottia, dort zuerst eine Wurzelhaube an der Spitze der echten Wurzel, die dann zur blattbildenden Stammknospe wird, hier zuerst einen Spross mit nack-

tem Scheitel, der dann eine Wurzelhaube bildet. Ich halte den Wurzelträger nicht mit Nägeli für ein anderes Organ, als die an ihm entstehenden Wurzeln, sondern glaube, dass dasselbe Organ anfangs wie ein Stamm (freilich ohne Blätter), später wie eine Wurzel am Ende fortwächst; es scheint diese Annahme um so gerechtfertigter, als bei anderen Selaginellen, z. B. bei S. lepidophylla diejenigen Organe, welche morphologisch an derselben Stelle wie jene Wurzelträger entspringen, selbst echte Wurzeln sind; sie haben bei der genannten Art, schon wenn sie erst zwei bis drei Linien lang und noch weit von dem Boden entfernt sind, wohl ausgebildete Wurzelhauben und viele Wurzelhaare. Die aus den Gabelungen der Selaginellen in einer die Gabelung kreuzenden Ebene entspringenden Organe sind also entweder schon frühzeitig, oder erst wenn sie den Boden berühren mit einer Wurzelhaube versehen. (Untersuchungen über die jüngsten Zustände fehlen mir noch.)

Das Längenwachsthum der gabeltheiligen Wurzeln von Selaginella, Lycopodium, Isoëtes wird nach Nägeli und Leitgeb durch eine Scheitelzelle vermittelt, die nach zwei, vielleicht auch nach vier Richtungen hin Segmente bildet; die Segmente werden, rasch heranwachsend, in zahlreiche kleine Zellen zerlegt, auf deren Wachsthum fast ausschliesslich die Verlängerung der Wurzeln beruht. Bei Isoëtes wo die Vorgänge noch am deutlichsten sind, sind die zweireihigen Segmente alternirend ungleich gross, so dass alle grösseren zusammen eine Reihe bilden, ebenso die kleineren; jene liegen auf der äusseren, dem anderen Gabelast abgekehrten Seite; der Fibrovasalstrang entsteht aus einer einzigen Zellreihe, welche aus inneren Abschnitten der grösseren Segmente sich bildet. Diese axilen Urmutterzellen des Fibrovasalstranges erscheinen von sechs Zellen umgeben, deren je drei aus einem kleinen und einem grossen Segment entstehen. Entsprechend der Ungleichheit der Segmente ist auch das fernere Wurzelwachsthum von Isoëtes ungleichseitig; es bildet sich später eine grosse Luftlücke in dem inneren, den Strang umgebenden Gewebe auf der Aussenseite (den grossen Segmenten entsprechend), so dass der Strang excentrisch an der dem anderen Gabelast zugekehrten Seite der Luftlücke wandständig hinläuft. In den Wurzeln von Selaginella und Isoëtes beginnt die Gefässbildung in dem axilen Procambiumstrang an einem Puncte des Querschnitts, der an seiner Peripherie oder im Inneren liegt, und geht von da nach dem Mittelpunct, der primordiale Gefässstrang liegt auf der Seite, die dem anderen Gabelast zugekehrt ist. In den Wurzeln von Lycopodium ist der Procambiumcylinder dick; im Umfang desselben sondern sich mehrere (z. B. 6—8) gleichmässig vertheilte hellere Stellen aus, die sich auf dem Querschnitt nach innen verbreiten und vereinigen; sie bestehen bereits aus Dauerzellen, während die anderen sich noch theilen; am äusseren Rande jeder hellen Stelle beginnt die Gefässbildung die zuerst nach rechts und links, dann in centripetaler Richtung fortschreitet. »Es bildet sich also zunächst eine Querreihe von 8—12 Gefässen, auf welche dann in unmittelbarer Berührung eine zweite und dritte folgen, dann entstehen, indem der Verholzungsprocess nach innen fortschreitet, abwechselnd Holzzellen und Gefässe.« Abwechselnd mit diesen auf dem Querschnitt erscheinenden Xylemstrahlen bilden sich ebensoviele Phloëmstrahlen; beide werden von 1—2 Schichten dickwandiger peripherischer Zellen umgeben.

Die erste Anlage der Gabeltheilungen der Wurzeln blieb den beiden genannten Forschern dunkel; die Gabelungen folgen rasch aufeinander, sie sind in der

Scheitelregion sozusagen zusammengeknäuelt. [1]) Zuweilen haben die Wurzelverzweigungen ein monopodiales Aussehen, sie stehen aber nicht in Zeilen, sondern in alternirenden (kreuzweise gestellten) Paaren oder einzeln mit der Divergenz $^1/_4$, was indessen wahrscheinlich nur auf späterer sympodialer Ausbildung beruht.

Es ist nach den genannten Autoren noch nicht gewiss, ob die Gabelungen aus der Scheitelzelle, aus zwei gegenüberliegenden Segmenten oder die eine aus der Scheitelzelle, die andere aus einem Segment hervorgehen (Weiteres s. l. c. p. 93).

Die Sporangien der Lycopodiaceen sind Erzeugnisse der Blätter. Für Isoëtes und Lycopodium Chamaecyparissus kann diess keinem Zweifel unterliegen, und wenn sie bei anderen, zumal den Selaginellen schon frühzeitig



Fig. 288. Selaginella inaequalifolia: *A* fertiler Zweig ($^2/_1$), *B* Gipfel desselben im Längsschnitt, links Micro- rechts Macrosporangien tragend.

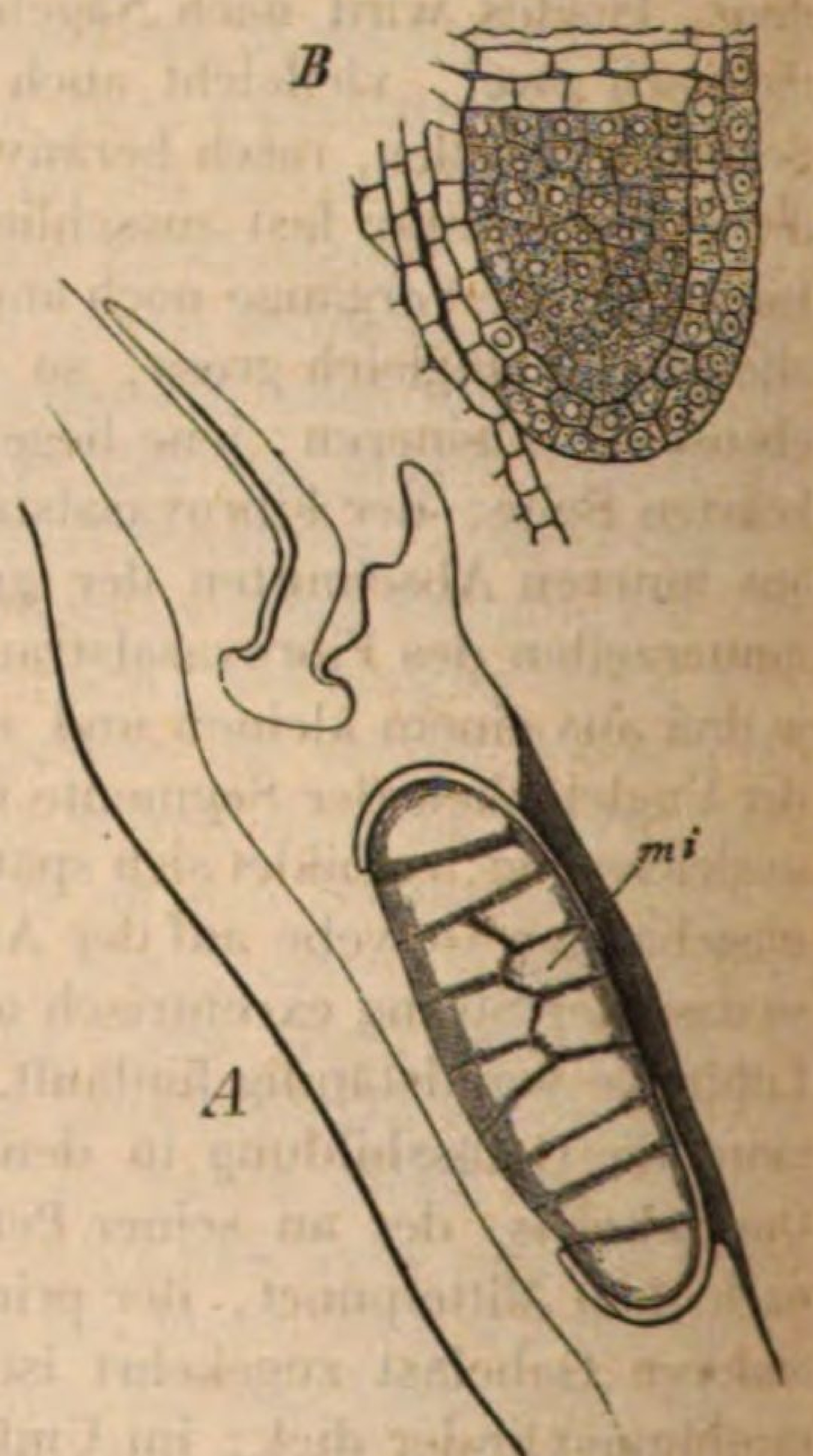


Fig. 289. Isoëtes lacustris nach Hofmeister. *A* Längsschnitt durch die Basis eines Blattes mit seinem Microsporangium *mi* (dieses noch unreif); *B* Längsschnitt des unteren Theils eines jungen Sporangiums. (300).

axillär erscheinen, so ist diess nur so zu verstehen, dass sie sehr tief unten an der Blattbasis auftreten. Jedes Blatt erzeugt nur ein Sporangium auf seiner Oberseite. Nach Hofmeister ist es sowohl bei Isoëtes als bei Selaginella eine einzige Oberflächenzelle, aus welcher das Sporangium hervorgeht, in diesem Puncte würden

1) Die Gabelungen folgen so rasch aufeinander, dass wahrscheinlich das Gewebe eines Gabelzweiges (das Podium einer Dichotomie) nur aus einem einzigen Segmentumlaufe hervorgeht (Nägeli und Leitgeb l. c.).

demnach die Lycopodiaceen mit den Farnen, Equiseten und Rhizocarpeen übereinstimmen, während das Sporangium der Ophioglosseen einer ganzen Lacinie des fertilen Blattsegmentes entspricht. — Die Sporangien der Lycopodiaceen zeigen bei den verschiedenen Gattungen nicht unbeträchtliche Verschiedenheiten; bei Isoëtes sind sie sitzend und durch Querbalken unvollständig vielfächerig, die Macrosporangien bilden zahlreiche Macrosporen; bei Selaginella sind beiderlei Sporangien kurz gestielt, einfächerig, die Macrosporangien bilden nur v i e r Macrosporen, von denen zuweilen nur eine (S. inaequalifolia) gedeiht, und dann das ganze Macrosporangium erfüllt; sie entstehen unmittelbar unterhalb der eigenthümlichen Ligula und bei Isoëtes werden sie von einer Emergenz des Blattgewebes rings umhüllt (Schleier). Die beiden Gattungen stimmen auch darin überein, dass die ersten fertilen Blätter vorzugsweise Macrosporangien, die jüngeren Microsporangien erzeugen; bei Isoëtes sind es also die äusseren der fertilen Blattcyclen, bei Selaginella die unteren Blätter der Aehre, welche Macrosporen tragen. Die Sporangien der übrigen Gattungen sind von einerlei Art und gleichen viel eher den M i c r o sporangien der vorigen; bei den Lycopodien sind sie denen der Selaginella ähnlich, bei Tmesipteris dagegen zweifächerig, bei Psilotum dreifächerig. Auch die Sporenaussaat ist verschieden: die von Isoëtes werden durch Verwesung der Sporangienwand frei, bei den anderen Gattungen springt die letztere auf und zwar bei Lycopodium und Selaginella durch einen Querriss parallel der Blattoberfläche über den Scheitel, bei Psilotum durch loculicide Dehiscenz. Die äussere Form der Sporangien ist bei Selaginella tetraëdrisch herzförmig, bei Lycopodium nierenförmig (Anheftung in der Concavität), bei Psilotum bilden die drei Fächer drei kugelige Ausbuchtungen.

Die Entwickelung der Sporangien ist nur bei Isoëtes und Selaginella, z. Th. auch bei Lycopodium bekannt.

Bei Isoëtes lacustris bilden (nach Hofmeister) die im dritten Jahr nach der Keimung angelegten, im vierten Jahr zur Entfaltung kommenden Blätter die ersten Sporangien, die schon in frühester Jugend ihrer Mutterblätter angelegt werden. Unter der Insertion der Ligula, die ebenfalls sehr zeitig auftritt, liegt anfangs nur eine Zelle, die durch eine Querwand getheilt wird; die obere beider Zellen wird zu einer die Basis der Ligula deckenden Schuppe, die untere zur Urmutterzelle des Sporangium. Während der Basaltheil des Blattes durch intercalares Wachsthum sich verlängert, verwandelt sich diese Urmutterzelle in einen ovalen Gewebekörper, dessen Längslinie mit der des Blattes zusammenfällt. Das Sporangium wird binnen Kurzem zu einer eiförmigen Zellenmasse, die mit verhältnissmässig kleiner Grundfläche dem Blatt ansitzt.

Indem das Blattgewebe im Umkreis der Anfügungsstelle des Sporangiums dieses überwuchert, bildet sich der häutige Schleier (Fig. 289 *A*). Schon vorher differenzirt sich das homogene Gewebe des jungen Sporangiums; zwei äussere Zellschichten desselben werden zur Wandung, querlaufende Stränge von Zellen bilden sich zu den Balken um, die das Sporangium scheinbar vielfächerig machen (Hofmeister scheint sie für wirkliche Querwände zu halten); die zwischen letzteren liegenden zahlreichen Zellen bleiben noch im Gewebeverband, vermehren sich und bilden die Mutterzellen der Sporen; diese treten dann aus dem Zusammenhang, runden sich ab; in den Microsporangien ist ihre Zahl grösser als in den anderen. Die Bildung der Sporen aus den Mutterzellen wird gewöhnlich durch eine

wiederholte Zweitheilung in sich kreuzenden Ebenen bewirkt, seltener ist die erste Theilung nur durch zwei wieder schwindende Kerne angedeutet, auf welche die Viertheilung um vier neue Kerne erfolgt; meist ist die Anordnung nicht tetraëdrisch bei den kleinen Sporen, wohl aber bei den Macrosporen. Die Haut der fertigen Sporen besteht aus einem dicken Exosporium (wie Fig. 291 zeigt) und einem dünnen Endosporium, welches den ölhaltigen eiweissreichen Inhalt umgiebt.

Die Urmutterzelle des Sporangium von Selaginella soll nach Hofmeister dem Stammumfang angehören; mir ist es zwar nicht gelungen, den einzelligen Zustand aufzufinden, aber die jüngsten von mir gesehenen Sporangien von Selagi-

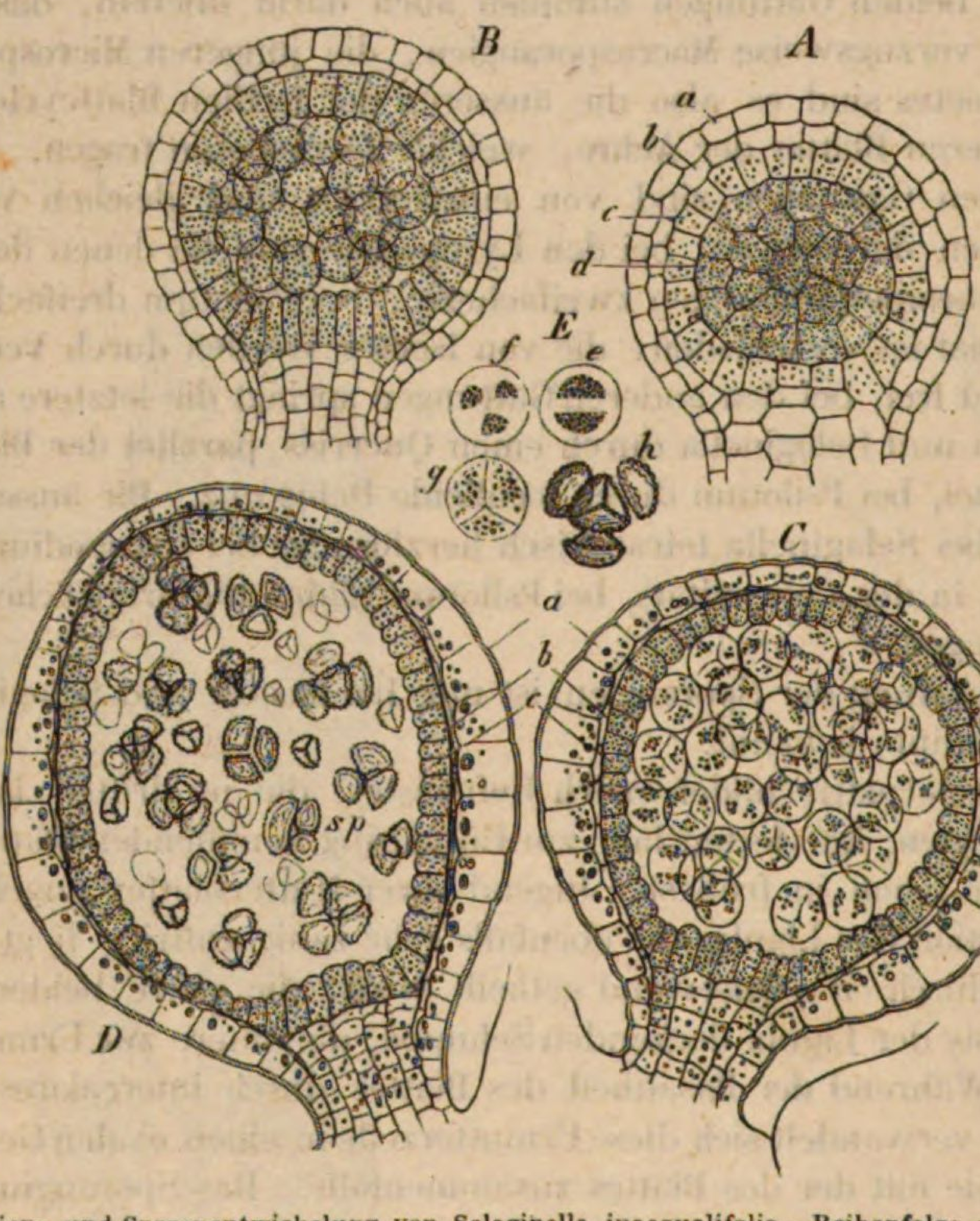


Fig. 290. Sporangien- und Sporenentwickelung von Selaginella inaequalifolia, Reihenfolge nach den Buchstaben *A*–*D*; *A*, *B* gilt für alle Sporangien, *C*, *D* für Microsporangien; *E* Theilung der Microsporenmutterzellen, *h* vier fast reife Sporen; in *A*, *C* und *D* ist *a*, *b*, *c* die dreischichtige Wand des Sporangiums, *d* die Urmutterzellen der Sporen. (*A*, *B*, *E* 500; *C*, *D* 200).

nella inaequalifolia sind unzweifelhaft dem Blatte eingefügt; so wie bei Isoëtes läuft auch hier der Fibrovasalstrang des Blattes aus dem Stamme ausbiegend unter dem Sporangium hin, ohne an dieses einen Zweig abzugeben. — Nach Hofmeister wird ein Zustand der Sporangien kenntlich, wo diese aus einer Centralzelle umhüllt von einer einfachen Zellschicht und einem kurzen Stiel bestehen. Aus der Centralzelle entwickelt sich eine centrale Gruppe gewebeartig verbundener Zellen, während die einfache Wandschicht in drei Zellschichten zerfällt, deren Zellenzahl im Umfang sich entsprechend vermehrt, während der dicke Stiel sich verlängert (Fig. 290). Die Zellen der centralen Gruppe isoliren sich später, runden

sich kugelig ab und wenn es sich um Microsporangien handelt, so theilen sie sich sämmtlich, nach vorläufiger Andeutung einer Zweitheilung (Fig. 290 *E*, *e*) in je vier tetraëdrisch geordnete Sporen, die meist bis zur Reife diese Anordnung behalten. In den Macrosporangien dagegen wächst eine jener Mutterzellen stärker, theilt sich tetraëdrisch und liefert die vier Macrosporen, während alle übrigen Mutterzellen ungetheilt bleiben, sich aber (wenigstens bei Selaginella inaequalifolia) noch lange Zeit neben den mächtig heranwachsenden Macrosporen erhalten; diese bleiben bis zur Aussaat tetraëdrisch vereinigt. Gleich den Microsporen bilden sie ein dickes Exosporium, aus welchem Stacheln, Buckeln, Leisten hervorwachsen; es ist meist gelb gefärbt (das Exosporium der Microsporen von Selaginella lepidophylla ist schön roth). Sehr häufig findet man krankhafte Macrosporen in sonst ganz normalen Sporangienähren; das Endosporium bräunt sich, und zieht sich zusammen, eine Blase in dem oft sehr verdickten Exospor bildend; der Inhalt solcher Sporen schwindet völlig. Die drei Wandungsschichten des Sporangiums erhalten sich bis zur Reifezeit, während die inneren Schichten bei den Farnen bekanntlich schon während der Sporenbildung zerstört werden.

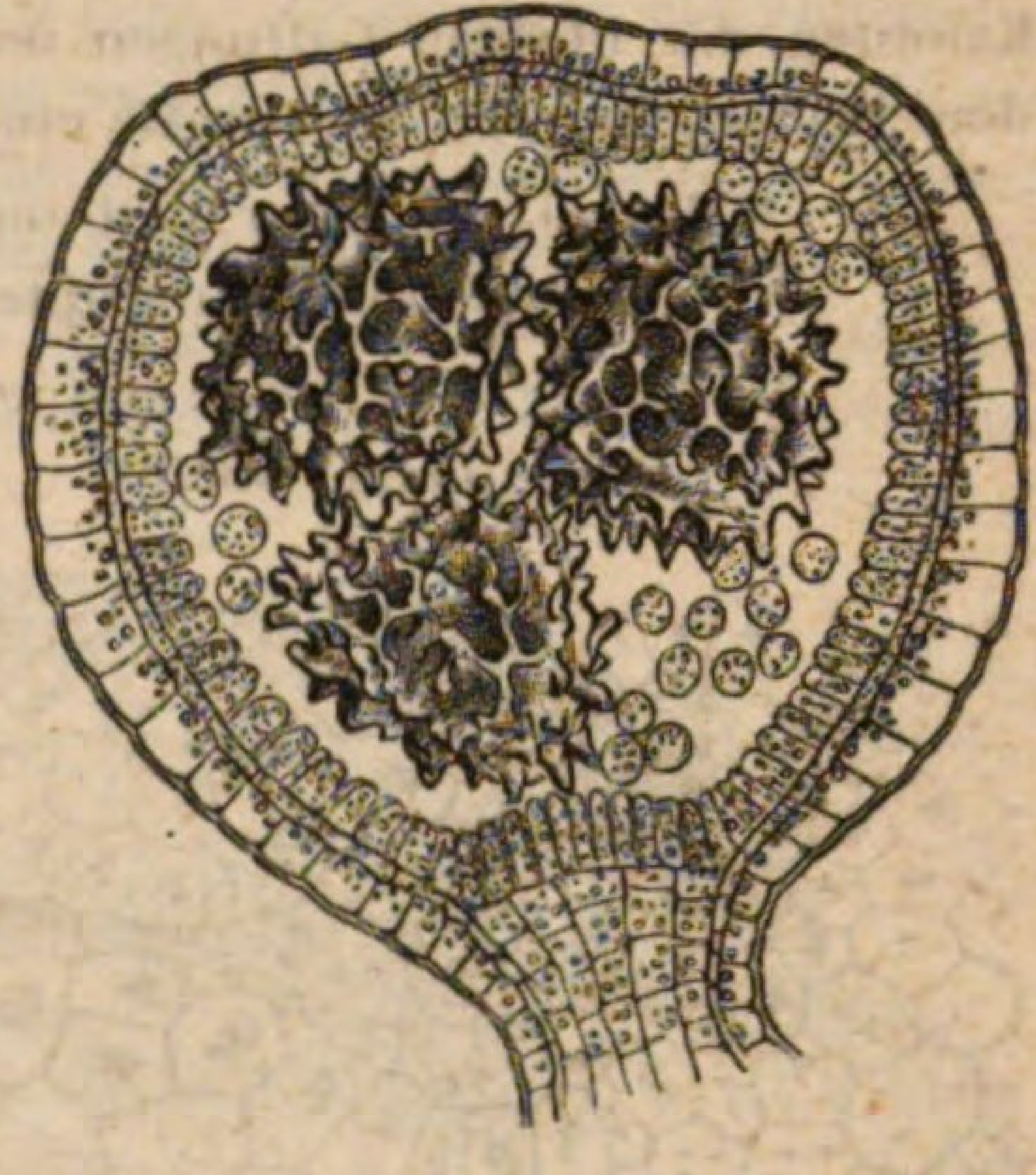


Fig. 291. Selaginella inaequalifolia, ein fast reifes Macrosporangium, die hinten liegende vierte Spore nicht mitgezeichnet. (100).

Die jüngsten Sporangiumanlagen, welche ich bei Lycopodium Chamaecyparissus auffinden konnte, die ich aber zahlreich sah, erscheinen als breite, anfangs sehr flache Protuberanz der Oberseite des jungen Blattes, hier ganz bestimmt **nicht** der Axel oder dem Stamme selbst angehörig; unter ihnen zieht der Fibrovasalstrang des Blattes hin. Es scheint, dass hier nicht eine einzelne Zelle der Oberfläche dem Sporangium den Ursprung giebt: in den jüngsten und selbst in älteren Zuständen, wo es bereits als flacher Kugelabschnitt hervortritt, setzt sich die Epidermis des Blattes continuirlich über das Sporangium hin fort, wo sie dessen Wandschicht darstellt; während jenes sich immerfort weiter hervorwölbt, erfährt diese zahlreiche Theilungen senkrecht zur Oberfläche. Schon in den jüngsten Zuständen erkennt man unter der noch flachen Vorwölbung der Epidermis eine Gewebeschicht, aus der sich, wenn die Protuberanz hervorwächst, eine kugelige, grosszellige Gewebegruppe bildet, die offenbar die Mutterzellen der Sporen erzeugt, indem sich ihre Zellen nach allen Richtungen theilen. So erscheinen die Verhältnisse auch dann noch, wenn das Sporangium bedeutend herangewachsen ist und im Radialschnitt fast kugelig erscheint; dann sieht man hin und wieder eine tangentiale Theilung in der Wandschicht, die im fertigen Zustand offenbar wenigstens zweischichtig ist. Aeltere Entwickelungszustände stehen mir nicht zu Gebote, denn das hier Mitgetheilte stützt sich auf einige in Glycerin aufbewahrte Längsschnitte durch sehr junge Aehren.

Wenn nun bei Lycopodium Chamaecyparissus, wie bei Isoëtes die Sporangien blattbürtig sind, so darf man dasselbe auch für die übrigen Lycopodiaceen

bestimmt annehmen, da es sich hier um ein morphologisches Verhältniss handelt, welches nicht nur bei allen übrigen Gefässkryptogamen constant erscheint, sondern auch bei der Pollenbildung aller Phanerogamen ausnahmslos wiederkehrt.

Die systematische Eintheilung der Lycopodiaceen muss, bis man über die Keimung der übrigen Gattungen im Klaren ist, für provisorisch gelten; wie schon aus dem Bisherigen folgt, können sie einstweilen in zwei Gruppen eingetheilt werden:

A) Lycopodieen: mit einerlei Sporen.
Lycopodium, Tmesipteris, Phylloglossum, Psilotum.

B) Selaginelleen: mit zweierlei Sporen.
Selaginella, Isoëtes.

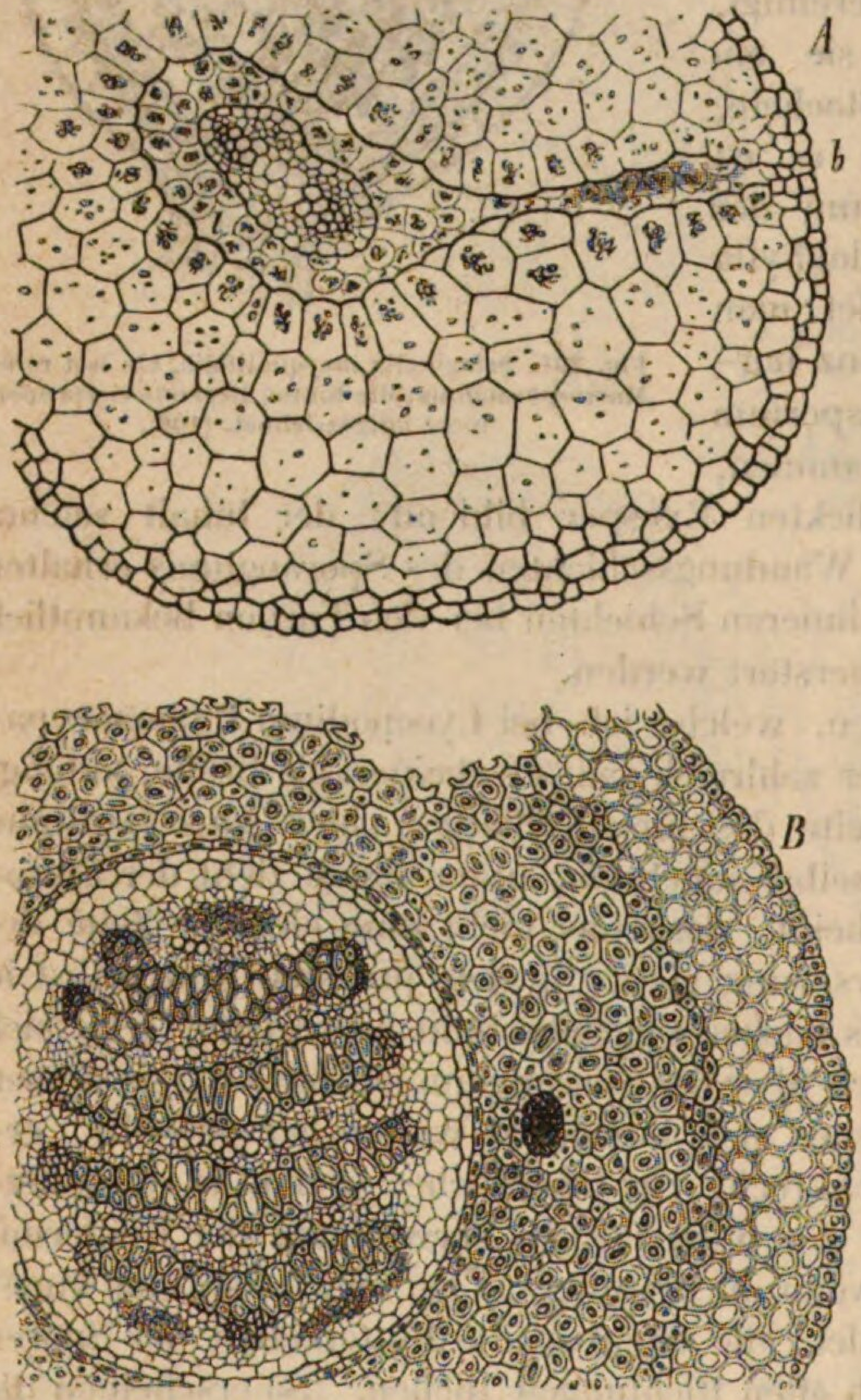


Fig. 292. *A* Querschnitt des Stammes von Selaginella denticulata, die mittleren Gefässe des Stranges noch nicht verholzt; *B* Querschnitt des Stammes von Lycopodium Chamaecyparissus. (150).

Die Gewebebildung der Lycopodiaceen hat bisher keine vergleichende und den morphologischen Anforderungen entsprechende Bearbeitung erfahren; ich begnüge mich daher mit der Vorführung einiger Beispiele und allgemeinerer Bemerkungen.

Die im Stamm verlaufenden Fibrovasalstränge sind stammeigene, sie lassen sich im procambialen Zustand, natürlich noch bevor die Gefässbildung beginnt, in das Stammende, bis dicht unter die Scheitelzelle und über die jüngsten Blätter hinauf verfolgen (p. 141. Fig. 115); so finde ich es bei Selaginella inaequalifolia und Martensii, so auch bei Lycopodium Chamaecyparissus und nach Nägeli ist der Fibrovasalkörper von Psilotum ebenfalls stammeigen, denn die Blätter nehmen hier gar keine Stränge in sich auf (Nägeli Beitr. p. 52). Geht man vom Stammende weiter abwärts, so findet man, dass die schon weiter vorgeschrittenen Blätter je einen procambialen Strang bilden, der sich an den des Stammes anlegt; an dem Winkel, wo sie zusammentreffen, beginnt die Bildung von Spiralgefässen, die im Stammstrang abwärts, in dem ausbiegenden Blattast aufwärts fortschreitet; der procambialen Anlage nach sind also die Fibrovasalstränge von Lycopodium und Selaginella stammeigene und blatteigene, aber die Bildung der ersten Spiralgefässe erfolgt so, als ob sie gemeinsame wären, in der Art wie bei Equisetum (Cap. 3, Fig. 117). Die ersten Spiralgefässstränge des Stammstranges entstehen an dessen Peripherie, von ihnen aus schreitet die Bildung der leiterförmig verdickten weiteren Gefässe auf dem Querschnitt des Stammstranges in centri-

petaler Richtung fort; es geschieht diess in verschiedener Art[1]), je nach der Natur des Stammstranges. Sehr einfach ist derselbe bei Selaginella denticulata (Fig. 292 *A*), Selaginella hortensis und Selaginella Martensii; er ist hier im Querschnitt langelliptisch; die ersten engen Schraubengefässe entstehen ungefähr in den beiden Brennpuncten der Ellipse, von da aus bilden sich jederseits zwei (alternirende) Reihen von viel weiteren leiterförmigen Gefässen, deren Verholzung sehr langsam fortschreitet, bis innerhalb des Fibrovasalstranges eine bandförmige Doppelreihe von verholzten Gefässen liegt; die äusseren viel engeren gestreckten Zellen des Stranges verholzen nicht, sie sind das Phloëm, dessen äusserste peripherische Schicht aus viel weiteren Zellen besteht. Bei Selaginella inaequalifolia liegen im Stamme drei Fibrovasalstränge neben einander in einer Reihe, jeder derselben gleicht dem einzelnen Strange der vorigen Arten. Bei Lycopodium Chamaecyparissus (Fig. 292 *B*) ist ein einziger axiler Fibrovasalkörper von beinahe kreisrundem Querschnitt im Stamm vorhanden; in ihm liegen vier parallele Querbänder von Xylem, deren jedes aus einer Doppelreihe von weiten Leitergefässen besteht, rechts und links an seiner Kante aber enge Schraubengefässe besitzt; jedes dieser Querbänder entspricht genau in allen Beziehungen dem Vasalkörper eines einzelnen Stranges von Selaginella; der ganze cylindrische dicke Strang im Stamm von Lycopodium ist demnach eine Verschmelzung von vier Fibrovasalsträngen; dem entsprechend ist das gesammte nicht verholzte Gewebe, welches die Zwischenräume der Gefässstränge ausfüllt und dieselben im Umkreis einhüllt, eine Verschmelzung von ebenso vielen Phloëmschichten, jeder Gefässstrang ist von seiner Phloëmschicht eingehüllt; zwischen je zwei Querbändern von Xylem liegt daher eine Reihe von weiteren Zellen, die sich auf dem Längsschnitt als Siebröhren zu erkennen geben, ebenso ist der Umkreis des ganzen Phloëms von weiteren Zellen gebildet; es ist also unzweifelhaft, dass der dicke cylindrische Strang von Lycopodium Chamaecyparissus aus mehreren parallelen Fibrovasalsträngen besteht; denkt man sich die drei Stränge im Stamm von Selaginella inaequalifolia dicht neben einander gelegt und seitlich verwachsen, so müssten sie ein ganz ähnliches Bild gewähren. Bei Lycopodium Selago ist ein ähnlicher axiler Strang vorhanden, aber die Gefässgruppen bilden hier nicht parallele Bänder, sondern mehr verwickelte Figuren im Querschnitt; im Uebrigen aber stimmen alle Verhältnisse mit Lycopodium Chamaecyparissus vollkommen überein (vergl. Cramer a. a. O.). Bei Lycopodium clavatum liegen zwei Querbänder von Gefässen im Querschnitt des axilen Stranges, zwischen ihnen eine diametrale Reihe von

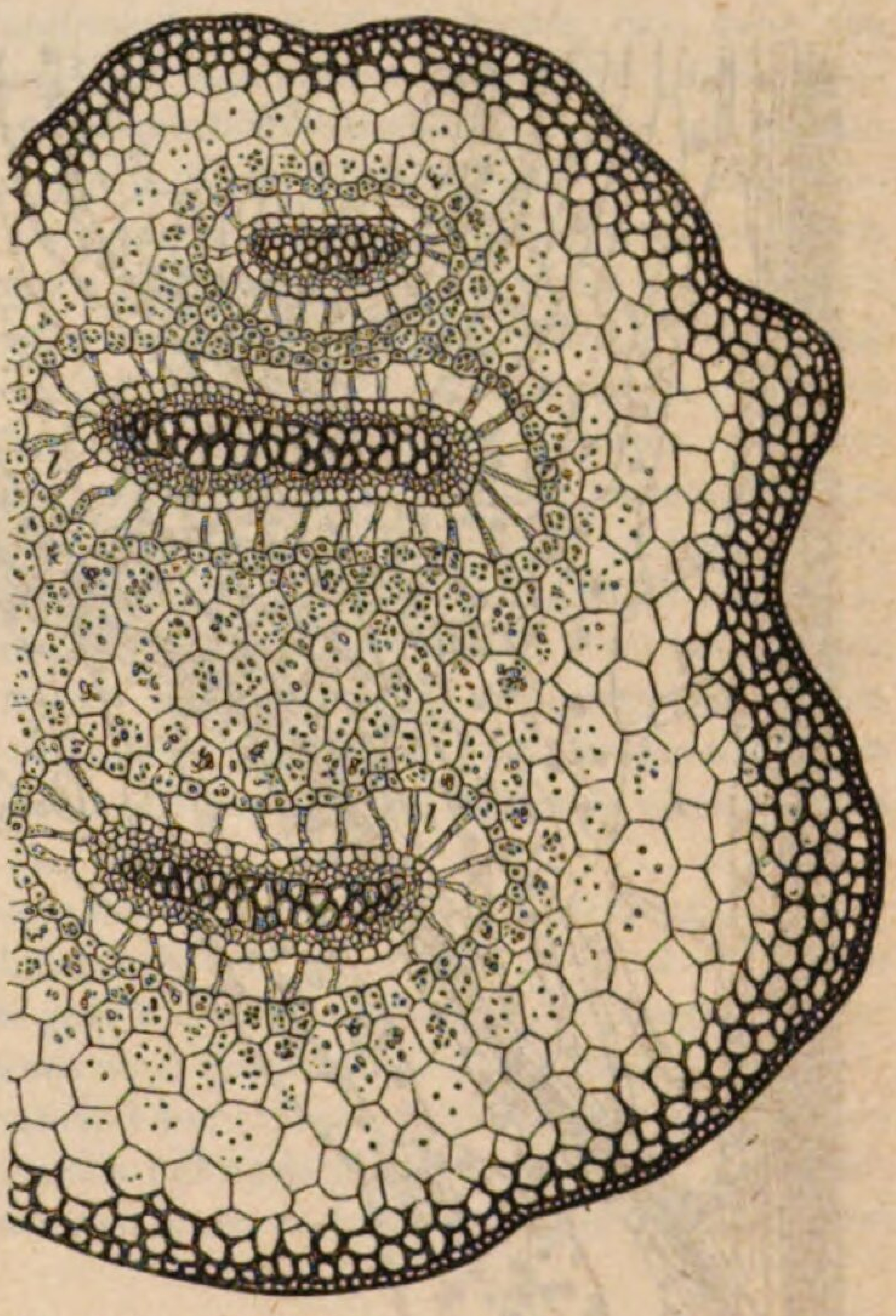


Fig. 293. Selaginella inaequalifolia, Querschnitt des Stammes. (150).

1) In den Wurzelträgern von Selaginella (Martensii) ist der Fibrovasalstrang sozusagen nur ein halber (im Querschnitt), die Gefässbildung beginnt an einem peripherischen Punct desselben und hört im Centrum auf.

weiteren Zellen (Siebröhren); die Gefässbänder biegen mit ihren Kanten auswärts, sind beinahe hufeisenförmig, aus der nach aussen gewendeten Concavität tritt eine Gefässgruppe an jedem nach aussen vor; zwischen den drei Armen jedes Stranges liegt ebenfalls wieder je eine Reihe weiterer Zellen (Siebröhren) während alles übrige Phloëm, welches die Räume zwischen den Gefässsträngen erfüllt, aus sehr engen, gestreckten Zellen besteht. — Der einzelne Fibrovasalstrang von Selaginella gleicht in hohem Grade dem der Farne (z. B. Pteris aquilina), wie schon Dippel hervorhob; diese Ahnlichkeit ist bei Lycopodium nur z. Th. verwischt durch die seitliche Verschmelzung mehrerer ganzer Fibrovasalstränge [1]).

In jedes Blatt biegt nur ein Strang aus, der als axiles Bündel den Mittelnerven bei Selaginella und Lycopodium durchzieht und nach dem oben Gesagten aus der äusseren Kante eines Stammstranges entspringt.

Bei den Selaginellen sind die Fibrovasalstränge von grossen luftführenden Räumen umgeben, in denen querliegende Zellreihen, wie Strebepfeiler vom umgebenden Grundgewebe aus zum Strang hinübergehen; bei den Lycopodien fehlt dieser Luftraum. Das Grundgewebe beider Gattungen besteht aus axil gestreckten Zellen die mit schiefen Querwänden, prosenchymatisch in einander greifen; bei Selaginella sind die Wände dünn, die Lumina weit und keine Intercellularräume vorhanden, bei Lycopodium sind die Wandungen des Grundgewebes meist stark verdickt, zumal in der Umgebung des axilen Stranges; bei Lycopodium Chamaecyparissus ist diese Verdickung der Wände ausserordentlich stark (Fig. 292 *B*).

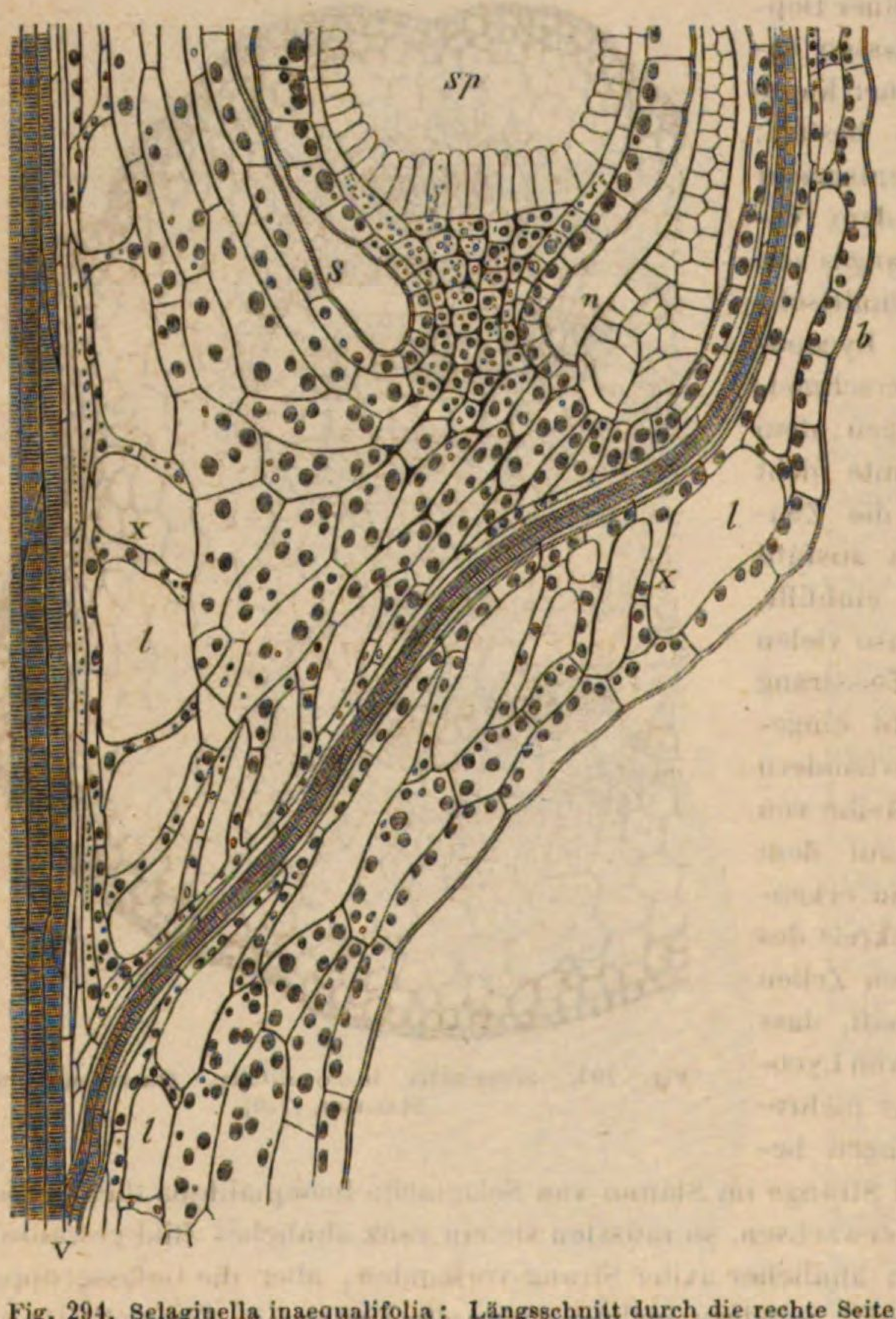


Fig. 294. Selaginella inaequalifolia: Längsschnitt durch die rechte Seite der Aehrenspindel *s*, der Blattbasis *b*, der Ligula *n* und des Sporangiums *sp*. *v* Vereinigungsstelle der Stränge des Stammes und des Blattes, *l* luftführende Intercellularräume, *x* querliegende Zellreihen in diesen. (120).

Die Epidermis des Stammes besteht bei den Selaginellen aus langen prosenchymatischen Zellen und bildet keine Spaltöffnungen, die sich auf der Unterseite der Blätter auch nur rechts und links vom Mittelnerven in einigen Reihen vorfinden; am Blatt besteht sie aus chlorophyllhaltigen Zellen, deren Seitenwände zierlich geschlängelt sind. Bei Lycopodium Selago dagegen sind die grossen und wenig zahl-

1) Ich fand einen Stamm von Pteris aquilina, wo die zwei inneren stammeigenen Stränge seitlich mit einander so verschmolzen sind, dass sie einen Hohlcylinder bilden, der einen Theil des parenchymatischen Grundgewebes als Mark einschliesst.

reichen Spaltöffnungen auf der ganzen Unterseite des Blattes verbreitet. Das Chlorophyll in den Blattzellen von Selaginella bildet oft nur wenige, zuweilen nur 1—2 Klumpen von veränderlicher Form, den Blattrand nimmt bei dieser Gattung eine Reihe von Zellen ein, die wie bei den Laubmoosen zahnartig oder haarähnlich auswachsen. —

Diesen kurzen Andeutungen sind noch einige Worte über Isoëtes beizufügen. Der kurze Stamm der erwachsenen Pflanze enthält einen axilen kaum als Strang zu bezeichnenden Xylemkörper, der aus kurzen, rundlichen, locker verbundenen Gefässzellen besteht, die schraubige oder netzartige Verdickungsbänder besitzen. Von hier aus ziehen die Fibrovasalstränge je einer in eines der zahlreichen Blätter (Fig. 287) und in die Wurzeln. Trotz der naturgetreuen Beschreibung H. v. Mohl's (l. c.), der Angaben Hofmeister's und meiner eigenen Untersuchungen ist es mir noch nicht möglich, diesen sonderbaren Fibrovasalkörper mit dem der Lycopodien und Selaginellen morphologisch zu vergleichen. Gegen die Angabe aber, dass die ihn umgebende Gewebeschicht ein Cambium sei, dass dieses eine Aehnlichkeit mit dem Cambium der Dicotylen und Coniferen habe, ist einzuwenden, dass diese den Fibrovasalkörper umhüllende dicke Meristemschicht nach aussen hin ausschliesslich parenchymatisches Grundgewebe erzeugt, wodurch die jährlich absterbenden, sich bräunenden äusseren Parenchymmassen ersetzt werden; darin gleicht dieses Gewebe eher dem Verdickungsring der Dracaenen, der ebenfalls nach aussen hin neues Rindeparenchym, nach innen neue Fibrovasalstränge bildet; das echte Cambium dagegen erzeugt sowohl nach aussen als nach innen fibrovasale Gebilde, nach aussen Phloëm nach innen Xylem (vergl. Cap. 2, § 14). Wahrscheinlich aber besitzt der Stamm von Isoëtes gar keinen eigenen Fibrovasalstrang; aus der Lagerung der Gefässzellen scheint vielmehr zu folgen, dass der axile Vasalkörper nur aus den unteren (inneren) Anfängen der Blattstränge besteht, die hier dicht zusammengedrängt sind; ebenso besteht der basale kuchenförmige Xylemkörper wohl nur aus den dicht gedrängten Anfängen der Wurzelstränge. Ist diese Ansicht richtig, so bietet die Classe der Lycopodiaceen zwei Extreme, das eine bei Psilotum, wo bei geringer Blattbildung gar keine Blattstränge (nach Nägeli) vorhanden sind, der gestreckte Stamm aber einen eigenen Fibrovasalstrang bildet, das andere bei Isoëtes, wo der kurze Stamm keinen Fibrovasalstrang erzeugt, und nur die mächtig entwickelten Blätter je einen solchen bilden.

Die Structur der Blätter variirt je nachdem die Isoëten submerse Wasserpflanzen, amphibische Sumpfpflanzen oder Trockenlandpflanzen sind; im ersten Falle sind die Blätter lang kegelförmig, von vier durch Querwände gekammerten Lufträumen durchzogen, in der Axe ein schwaches Gefässbündel, die Epidermis ohne Spaltöffnungen; im zweiten Falle ähnlich aber mit Spaltöffnungen und subepidermalen Fasersträngen (fasciculis fibrosis periphericis); im dritten Falle ist die Epidermis ebenfalls mit Spaltöffnungen versehen, die Basaltheile der abgestorbenen Blätter bilden einen festen schwarzen Stachelpanzer um den Stamm (Milde l. c.).

Fünfte Gruppe.

Die Phanerogamen oder samenbildenden Pflanzen.

Der Generationswechsel, dem wir bei der Darstellung der Kryptogamen folgten, versteckt sich bei den Phanerogamen in der Samenbildung. — Wir sahen schon bei den Gefässkryptogamen die aus der Spore unmittelbar hervorgehende Generation, das Prothallium den Charakter einer selbständigen Pflanze mehr und mehr verlieren; bei den Farnen, Equiseten und Ophioglossen vegetirt es unabhängig von der Spore, oft lange Zeit, bei den Rhizocarpeen entsteht es innerhalb

der Macrospore und bleibt über dieselbe hervortretend mit ihr verbunden, bei den Selaginellen und Isoëten endlich erfüllt es das Innere der Macrospore als ein Gewebekörper, der die Sporenhaut nur zersprengt, um die Archegonien den Spermatozoiden zugänglich zu machen. Ein diesem Prothallium äquivalentes Gebilde findet sich bei den Cycadeen und Coniferen in dem Endosperm des Samens; es entsteht im Embryosack vor der Befruchtung und erzeugt sogar den Archegonien analoge Apparate, die sogen. Corpuscula, die aber sammt dem ganzen Endosperm im Embryosack und dem Gewebe der Samenknospe eingeschlossen bleiben; in jenen Corpusculis entsteht die befruchtungsfähige Eizelle (das »Keimbläschen«)[1]. Bei den Mono- und Dicotylen weicht die Endospermbildung sehr viel weiter von der Prothalliumbildung der Selaginellen und Isoëten ab; sie tritt erst nach der Befruchtung ein, eine Andeutung der Corpuscula (also der Archegonien) findet sich nicht und die Eizelle wird unmittelbar als Tochterzelle des Embryosackes selbst durch freie Zellbildung erzeugt;[2] die Reihenfolge der Entwickelung ist also gestört, die rein morphologischen Momente sind in den Hintergrund getreten, nur die physiologische, functionelle Bedeutung ist vollkommen erhalten; auch bei den Mono- und Dicotylen, wie bei den Cycadeen und Coniferen ist das Endosperm der Nährkörper für den sich ausbildenden Embryo, gleich dem Prothallium der höheren Kryptogamen. — Wenn nun das Endosperm, auch in seinen rudimentärsten Formen, das morphologische und physiologische Aequivalent des Prothalliums ist, wie aus einer sorgfältigen Vergleichung ohne Zweifel hervorgeht, so muss der Embryosack der Phanerogamen als das Aequivalent der Macrospore der höchstentwickelten Kryptogamen gedeutet werden; und dann erscheint der Kern der Samenknospe als Analogon des Sporangiums. So wie aber bei der Endospermbildung der Mono- und Dicotylen gewisse Entwickelungsvorgänge (die Bildung der Archegonien oder Corpuscula) als unwesentlich für die Befruchtung übersprungen[3] werden, und die Erzeugung der Eizellen dem Embryosack unmittelbar zufällt, so ist auch die Entstehung des Embryosackes aus dem Gewebe des Knospenkerns der Samenknospe eine mehr unmittelbare; der Embryosack entsteht ohne Weiteres durch Vergrösserung und Differenzirung einer Gewebezelle des Knospenkernes, während die Erzeugung der Macrospore durch wiederholte Theilungen einer Gewebezelle des Sporangiums (Centralzelle, Urmutterzelle) eingeleitet wird. — Ueberraschend gross ist dagegen die Aehnlichkeit der Pollenbildung der Phanerogamen mit der Sporenbildung der Gefässkryptogamen, ja selbst der Muscineen. Nicht nur der anatomische Bau und die Function der Pollenzelle sind im wesentlichen denen der Sporen, zumal der Microsporen ähnlich, sondern auch die Entstehung durch Viertheilung (oder rasch

1) Die genauere Kenntniss dieser Verhältnisse verdankt man den Arbeiten Hofmeister's, der auch schon 1851 (Vergl. Unters. Schluss) die Aehnlichkeit der Endospermbildung der Coniferen mit der Prothalliumbildung der Lycopodiaceen hervorhob und so die tiefe Kluft beseitigte, die bis dahin zwischen den Kryptogamen und Phanerogamen zu liegen schien.

2) Der Umstand, dass das Endosperm der Angiospermen erst in Folge der Befruchtung entsteht, raubt demselben nichts von seiner morphologischen Bedeutung; bei den Orchideen entstehen sogar die Samenknospen erst in Folge der Bestäubung.

3) In analoger Weise wird schon bei den Rhizocarpeen und Lycopodiaceen die ganze Prothalliumbildung an den Microsporen übersprungen, indem sich in diesen unmittelbar die Spermatozoiden entwickeln.

wiederholte oder doch angedeutete Zweitheilung) der Mutterzellen kehrt hier wieder; so wie die Mutterzellen der Sporen, entstehen auch die Pollenmutterzellen aus Gewebezellen durch Differenzirung. Der Gewebekörper, in welchem die Pollenmutterzellen entstehen (der Pollensack) gleicht bei den Cycadeen und Coniferen unmittelbar einem Sporangium, etwa dem der Equiseten, bei den Mono- und Dicotylen tritt auch hier die Aehnlichkeit in rein morphologischer Hinsicht mehr zurück, während sie in manchen anatomischen und physiologischen Momenten noch erhalten bleibt.

Dass sich aus dem Pollenkorn keine Spermatozoiden entwickeln, vielmehr ein Pollenschlauch bis dicht an die zu befruchtende Eizelle im Embryosack hinabwächst und die Befruchtung durch Diffusion vermittelt wird, diese Thatsache kann aufgefasst werden als eine nothwendige Folge des Umstands, dass bei den Phanerogamen die Eizelle niemals einen freien offenen Zugang von aussen gewinnt, sie bleibt eingeschlossen im Embryosack und Knospenkern, oft noch (bei den Angiospermen) umhüllt von den Fruchtblättern (Fruchtknoten); bewegliche Spermatozoiden würden da keinen Eingang zur Eizelle finden und das Auswachsen des Pollenschlauches erscheint als die einfachste Aushülfe unter diesen Umständen. Auch hier unterbleibt bei den Phanerogamen wieder einer von den Gestaltungsprocessen die bei den Kryptogamen die Befruchtung einleiten, die Entstehung der Spermatozoiden; wie die Bildung der Archegonien (Corpuscula der Gymnospermen) wird auch die der Spermatozoiden übersprungen; statt jener bleibt bei den Mono- und Dicotylen nur die Eizelle, statt dieser überall nur die befruchtende Substanz im Pollenschlauch übrig. Der Befruchtungsact selbst ist vereinfacht, gegenüber den Kryptogamen, während, wie wir sehen werden, die Vorbereitungen dazu, zumal die Uebertragung des Pollens auf das Empfängnissorgan der Phanerogamen oft mit einem enormen Aufwand merkwürdiger Einrichtungen eingeleitet werden, Vorbereitungen, die in der ungemeinen Mannigfaltigkeit der Blüthenformen ihren Ausdruck finden.

Eine bedeutungsvolle Aehnlichkeit rein morphologischer Natur spricht sich auch darin aus, dass die den Sporen der Gefässkryptogamen äquivalenten Zellen (der Embryosack und das Pollenkorn) bei den Phanerogamen Erzeugnisse von Blättern sind; für die Pollenbildung aller Phanerogamen ist es zweifellos, dass sie ausschliesslich an Blätter, die Staubblätter, gebunden ist; die Samenknospen, in denen die Embryosäcke entstehen, sind in sehr vielen Fällen ganz unzweifelhaft entweder selbst Blätter (Primulaceen, Compositen) oder Blattauswüchse, und es ist nach den eingehenden Untersuchungen H. v. Mohl's und Cramer's kaum zweifelhaft, dass diess ein allgemeines Gesetz ist.

Als Hauptresultat dieser Betrachtungen ergiebt sich nun, dass die phanerogame Pflanze mit ihren Pollenkörnern und Embryosäcken der sporenerzeugenden Generation der Gefässkryptogamen entspricht, dass das Endosperm im Embryosack aber der Geschlechtsgeneration, dem Prothallium derselben aequivalent ist. Wie aber bei den Gefässkryptogamen die geschlechtliche Differenzirung zuerst (Farne, Equiseten) an dem Prothallium allein, dann (bei Rhizocarpeen und Lycopodiaceen) an den Sporen selbst auftritt, so geht es bei den Phanerogamen noch einen Schritt weiter, die geschlechtliche Differenz wird hier noch weiter zurück verlegt, indem verschiedene Theile der Mutterpflanze selbst an den Befruch-

tungsvorgängen im weiteren Sinne Theil nehmen, wie die Bildung des Fruchtknotens, der Narbe u. a. zeigt.

Der aus der befruchteten Eizelle entstehende Embryo der Phanerogamen bildet sich gewöhnlich schon vor der Samenreife soweit aus, dass die erste Stammaxe (der Hauptstamm) die ersten Blätter und die erste Wurzel (zuweilen mehrere Wurzeln) kenntlich werden, ja meist erlangen diese Theile einen hohen Grad innerer und äusserer Ausbildung, bevor ihre weitere Entwickelung durch die Samenreife unterbrochen wird. Doch findet in dieser Beziehung eine grosse Mannigfaltigkeit statt, die mit der ganzen Lebensweise der einzelnen Pflanzenarten zusammenhängt. Eine grössere Constanz zeigt der Embryo in zwei rein morphologischen Verhältnissen, in seiner Lage und in seiner Entstehung. Die befruchtete Eizelle verlängert sich in Richtung der Axe des Embryosackes, sie wächst mit ihrem, dem Grunde des Sackes zugekehrten Scheitel, nach der Basis des Knospenkerns hin; es erfolgen Quer-, oft auch Längstheilungen und nicht selten ist die Verlängerung eine sehr bedeutende; dieses Gebilde wird als Vorkeim (Proembryo, Embryoträger) bezeichnet und producirt an seinem, dem Grund des Knospenkerns zugekehrten Scheitel einen kleinzelligen, rundlichen Gewebekörper, die erste Anlage der neuen Pflanze, die sich bald als Hauptaxe zu erkennen giebt, aus welcher die ersten Blätter seitlich hervorwachsen; der Scheitel der Hauptaxe liegt ursprünglich in derselben Richtung wie der Scheitel des Vorkeims, aus dem er entsteht, dem Grunde des Knospenkerns zugekehrt: der Embryo der Phanerogamen steht gewissermaassen auf dem Kopf, wenn man die Wachsthumsrichtung des Kerns der Samenknospe berücksichtigt. Die erste Wurzel ist dem Anheftungspunct des Vorkeims, dem Scheitel des Embryosackes und Knospenkerns zugekehrt; sie liegt, so bald sie einigermaassen deutlich wird, in der Längsaxe des Embryos, ist scheinbar die rückwärtsgehende Verlängerung des embryonalen Stammes und verhält sich oft auch nach der Keimung so. Gewiss ist aber, dass diese erste Wurzel (Hauptwurzel) im Inneren des Embryos entsteht, dass sie also mit allen übrigen Wurzeln in der endogenen Anlage übereinstimmt: denn das eigentlich hintere Ende des Embryos ist der Vorkeim; ob diese erste Wurzel der Phanerogamen aber seitlich angelegt wird, ob ihre Axe erst nachträglich mit der des Stammes zusammenfällt, ist nicht bewiesen, aber doch wahrscheinlich.

Der Same, besteht der Anlage nach, aus dreierlei Dingen; den Hüllen (Samenschale), welche Theile der Mutterpflanze sind, dem Endosperm, welches als eigene erste Generation zu betrachten ist und dem Embryo (Keim), der die neue sporenbildende Generation vertritt. Die Entwickelung des Keims wird durch die Samenreife unterbrochen, nach vollendeter Samenruhe beginnt sie von Neuem und ist dann die unmittelbare Fortsetzung der schon vor der Samenreife begonnenen Wachsthumsvorgänge. Dabei werden die im Endosperm aufgespeicherten Bildungsstoffe vom Keim aufgesogen und verbraucht. Indessen kommt es bei den Mono- und Dicotylen häufig vor, dass der Keim schon vor der Samenreife kräftiger heranwächst, er zehrt das Endosperm ganz oder theilweise auf und nimmt dessen Raum im Samen ein; der Same ist dann im reifen Zustand endospermfrei; der Anlage nach aber sind alle Samen endospermhaltig, wenn auch die Endospermbildung zuweilen nur in dem Auftreten weniger Zellen im Embryosack besteht. Zuweilen geht die Abweichung von den typisch-morphologischen Verhältnissen so weit, dass das Gewebe der Samenknospe selbst ausserhalb des

Embryosackes Nährstoffe aufspeichert, die statt des Endosperms von dem keimenden Embryo aufgesogen werden; dieses Gewebe wird als Perisperm unterschieden, es ist dem Endosperm nur physiologisch nicht aber morphologisch äquivalent (Canna).

Die Phanerogamen zeichnen sich vor den Kryptogamen durch eine ausserordentlich mannigfaltige Metamorphose ihrer morphologisch gleichnamigen Glieder, zumal der Blätter und Stammtheile, aus; es ist diess der Ausdruck einer sehr weit gehenden Theilung der physiologischen Arbeiten und einer sehr mannigfaltigen Anpassung an die verschiedensten Lebensverhältnisse, die wir im Zusammenhang am Schluss des dritten Buches betrachten werden. Hier sei einstweilen nur auf einige der wichtigsten und am häufigsten wiederkehrenden Verhältnisse hingewiesen. Die Differenzirung der Blattformen in schuppenartige Niederblätter und Laubblätter fanden wir schon bei den Farnen, z. Th. selbst bei den Laubmoosen; bei den Phanerogamen kehrt diess viel häufiger wieder, zumal dann, wenn unterirdische Ausläufer, Knollen, Zwiebeln, überwinternde Knospen gebildet werden. Solange keine Vorbereitungen zur geschlechtlichen Fortpflanzung getroffen werden, beschränkt sich die Blattmetamorphose auf diese beiden Formen. Die Blüthenbildung aber wird gewöhnlich, wenn auch nicht immer, eingeleitet durch die Erzeugung kleinerer, oft nicht mehr grün gefärbter Blätter von einfacheren Umrissen, die entweder unterhalb der Blüthe an derselben Axe mit dieser stehen (Vorblätter, Bracteolen) oder aus deren Axel die Blüthenaxe entspringt (Deckblätter); sie werden nach Braun als Hochblattformation zusammengefasst. Am entschiedensten aber tritt die Metamorphose gewöhnlich in der Blüthe hervor. Die B l ü t h e ist nämlich im morphologischen Sinne ein Spross oder das Ende eines Sprosses, dessen Blätter die Geschlechtsorgane bilden, die ihrerseits oft noch von umhüllenden Blättern umgeben werden; diese letzteren werden im Allgemeinen als Blüthenhülle zusammengefasst und können selbst wieder in zweierlei Formen, als Kelchblätter und Blumenblätter auftreten; sie fehlen nicht selten ganz, und dann besteht die Blüthe bloss aus den Geschlechtsblättern, nämlich den Staubblättern und den Carpellen, die bei den unisexuellen (diclinischen) Blüthen wieder auf verschiedene Axen vertheilt sind. Die Carpelle sind aber im engeren Sinne nur dann als weibliche Geschlechtsblätter zu betrachten, wenn sie selbst die Samenknospen an ihrem Rande oder aus ihrer Oberfläche erzeugen; es kommt aber auch vor (Compositen, Primulaceen), dass sie bloss das Gehäuse, den Fruchtknoten um die Samenknospen zusammensetzen, während die letzteren selbst aus dem Ende der Blüthenaxe unmittelbar entspringen; in diesem Falle sind die Samenknospen (nach Cramer) als Aequivalente ganzer Blätter zu betrachten, so wenig Aehnlichkeit sie auch mit gewöhnlichen Blättern haben mögen. Eine vollständige Blüthe, wie wir sie bei den Primulaceen und sonst finden, besteht also aus fünf Blattformationen, dem Kelch (meist grün), der Corolle (meist nicht grün und zart), den Staubblättern, den Carpellen (Fruchtblättern) und den Samenknospen (Samenblättern). Jede dieser Blattformationen kann in einer Blüthe fehlen, immer aber entstehen sie in der eben aufgezählten Reihenfolge an der Blüthenaxe, zumal ist hervorzuheben, dass, wo Staubblätter und Carpelle in einer Blüthe vorkommen, jene immer vor diesen, also morphologisch tiefer an der Blüthenaxe gebildet werden; wo die Samenknospen nicht Theile der Carpelle sind, da entstehen sie später als diese an der Blüthenaxe, d. h. höher, dem Ende der

Axe näher. — Gewöhnlich bleiben die Axentheile der Blüthe kurz, die verschiedenen Blattformationen sind daher dicht zusammengedrängt, und bilden so ein Ganzes, welches unter dem Namen Blüthe dem übrigen Pflanzenkörper (dem sogen. vegetativen Theil der Pflanze) entgegengestellt wird. Sehr häufig ist jede einzelne Blattformation durch mehrere Glieder vertreten, die in enggewundenen Spiralen, meist in Quirlen an der Blüthenaxe dicht übereinander stehen. Zahl und Stellung der Blüthentheile, ihre Verschiebungen und Verwachsungen sind für grössere Abtheilungen der einzelnen Classen sehr constant und spielen daher in der Systematik eine wichtige Rolle; ebenso zeigen sie die merkwürdigsten Anpassungen zum Zweck der Uebertragung des Pollens auf das weibliche Empfängnissorgan, woraus nicht selten eine ausserordentliche Vergrösserung und Gestaltveränderung einzelner Blüthentheile resultirt, während andere sich nicht weiter entwickeln (abortiren); Verhältnisse, welche die richtige morphologische Deutung solcher Blüthen oft ungemein erschweren.

Die normale Endverzweigung der Axentheile der Phanerogamen ist axillär und unterscheidet sich dadurch wahrscheinlich von der aller Muscineen und Gefässkryptogamen. Die axilläre Verzweigung der Phanerogamen besteht darin, dass die fortwachsende Axe eines Sprosses immer nur unmittelbar über ihrer jüngsten Blattanlage einen Seitenzweig (d. h. eine blättertragende Seitenaxe) bildet, so dass der Letztere vor der Mediane des Blattes (Stützblattes, Mutterblattes) in dem Winkel steht, den es mit der erzeugenden Axe bildet. Die Axenlinie des axillären Sprosses liegt also in der Ebene, welche man durch die Mediane des Stützblattes und die Axenlinie des Stammes (Hauptsprosses) legt. Sobald der axilläre Spross als vielzellige Protuberanz sichtbar wird, steht er seitlich am Vegetationskegel der Mutteraxe, unterhalb ihres Scheitels [1]). Die axilläre Verzweigung der Phanerogamen ist daher zugleich der Anlage nach monopodial. — Bei den Mono- und Dicotylen kann nun, wie es scheint, jede Blattaxel einen Spross erzeugen, was innerhalb der Blüthen meist nicht sichtbar wird, bei Vergrünungen derselben aber vorkommt; bei den Cycadeen ist es wahrscheinlich, dass Axelsprossen auch der ersten Anlage nach nur selten (vielleicht niemals bei Cycas) entstehen; auch bei vielen Coniferen findet man nur in der bei weitem kleineren Zahl der Blattaxeln Zweigknospen, während sie der Mehrzahl fehlen (Taxineen, Cupressineen, Araucarien u. a.). Auch in diesem Verhalten spricht sich noch eine Aehnlichkeit der Gymnospermen mit den Kryptogamen aus.

Die der ersten Anlage nach monopodial axilläre Verzweigung der Phanerogamen kann auch bei der weiteren Entwickelung monopodial bleiben, die Axensysteme können sich aber auch sympodial entwickeln, indem der Axelspross kräftiger und rascher wächst als der ihn erzeugende Mutterspross. Sowohl die monopodiale als sympodiale Entwickelung der immer monopodial angelegten Sprosssysteme gewinnt eine besondere Bedeutung für die Form der Blüthenstände, deren unendliche Mannigfaltigkeit nicht in der ersten Anlage, sondern in der

1) Die unzweifelhaft dichotomische Verzweigung mancher Gefässkryptogamen ist von der Blattstellung unabhängig, auch wenn die Gabeläste sich sympodial entwickeln; wäre die normale Endverzweigung der Phanerogamen der Anlage nach dichotomisch, so wäre der Mutterspross immer ein Sympodium, der Axelspross ein unterdrückter Gabelzweig, und es wäre doch auffallend, dass die Dichotomie der Axe immer in der Radialebene des jüngsten Blattes erfolgen sollte.

späteren Ausbildung begründet ist. Ein Zweigsystem, dessen einzelne Axen mit Blüthen abschliessen oder ausschliesslich solche als Axelsprosse erzeugen, kann als Blüthenstand bezeichnet werden; der Anlage nach ist derselbe immer monopodial, die weitere Ausbildung kann monopodial (Aehre, Spadix, Traube, Rispe) oder sympodial (cymös) sein.

Die Verzweigung der Wurzeln der Phanerogamen ist wahrscheinlich niemals dichotomisch, sondern monopodial, nicht nur der Anlage sondern auch der weiteren Ausbildung nach.

Die Wachsthumsvorgänge an der Wurzelspitze und in der Knospe der Kryptogamen lassen sich meist bis auf einzelne Zellen zurückverfolgen; jedes Glied hat seine Scheitelzelle, aus deren Segmenten in bestimmter Ordnung die Gewebemassen hervorgehen; bei den Phanerogamen ist nur selten am Scheitel des Stammes der Wurzel und des Blattes eine einzige Scheitelzelle zu finden; gewöhnlich findet man ein mehr oder minder gleichförmiges Urgewebe von kleinen Zellen, die zwar eine gewisse gesetzmässige Anordnung oft erkennen lassen, deren Beziehung zu einer Scheitelzelle und zur Bildung der seitlichen Glieder aber bis jetzt noch nicht im Einzelnen verfolgt werden konnte, obwohl schätzenswerthe Versuche von Hofmeister, Müller, Sanio, Nägeli und Leitgeb vorliegen. Aus der Unmöglichkeit, die Wachsthumsvorgänge ganzer Organe auf die einzelnen Zellen zurückzuführen, entspringen oft grosse Schwierigkeiten für die morphologische Deutung gewisser Organe, z. B. vieler Antheren und Samenknospen u. s. w. In solchen Fällen ist man dann auf andere Methoden, zumal auf die Beobachtung und Vergleichung von Misbildungen angewiesen, eine Methode der morphologischen Forschung, die längst angewendet, deren streng wissenschaftliche Berechtigung besonders von Cramer nachgewiesen wurde.

Die Differenzirung der Gewebe erreicht bei den Phanerogamen, wenn man von einzelnen unter Wasser lebenden und manchen Parasiten absieht, ihr Maximum im Pflanzenreich; neben einer hohen Ausbildung der Epidermis und ihrer Anhängsel, und einem mannigfach differenzirten Grundgewebe, sind zumal die Fibrovasalstränge durch die grosse Mannigfaltigkeit der in ihnen vereinigten Zellformen, ausgezeichnet; das Dickenwachsthum der Fibrovasalstränge durch ein in ihnen liegendes echtes Cambium ist ein Vorrecht der Gymnospermen und Dicotylen, das allen Kryptogamen fehlt, selbst Isoëtes nicht ausgenommen; dieses, oft unbegrenzte Dickenwachsthum ist z. B. eine der Ursachen, dass es Bäume mit verzweigter Krone giebt und indirect die Ursache davon, dass es zur Bildung von Periderm und Borke kommt. Diese Verhältnisse betreffen vorzugsweise die Biologie und Physiologie der Phanerogamen, von grösserem morphologischem Werth aber ist die erste Anlage der Fibrovasalstränge, die mit wenigen Ausnahmen (submerser Wasserpflanzen) als gemeinsame Stränge in Stamm und Blatt auftreten, so dass die ersten Fibrovasalstränge des Stammes im Allgemeinen nur die abwärts reichenden Verlängerungen der in die Blätter aufsteigenden Stränge sind; die durch nachträgliches Dickenwachsthum des Stammes erzeugten Fibrovasalmassen sind diesem allerdings eigen und haben unmittelbar keinen morphologischen Zusammenhang mit den Blättern.

Ich habe im Text nur das in den Hauptumrissen zusammengestellt, was die Phanerogamen mit den Kryptogamen einerseits verknüpft und sie anderseits von diesen unterscheidet, und um die Uebersicht nicht zu gefährden, alles Speciellere weggelassen. Die

beiden Abtheilungen der Phanerogamen, die Gymnospermen und Angiospermen, unterscheiden sich in so vielen und wesentlichen Dingen, dass ihre gemeinsame Charakteristik nothwendig auf wenige Merkmale eingeschränkt werden muss, wenn man nicht in grosse Weitläufigkeiten sich einlassen will. — Die wesentlich veränderten Bedingungen aber, unter denen die Befruchtung der Phanerogamen im Vergleich zu den Kryptogamen stattfindet, die Herbeiziehung zahlreicher Blatt- und Axentheile als Hilfsorgane zur Uebertragung des Pollens zur Samen- und Fruchtbildung, die damit verbundenen Metamorphosen der morphologisch bestimmten Glieder dieser Pflanzen lassen noch eine vorläufige Orientirung nöthig erscheinen.

1) Die Blüthe im weitesten Sinne des Worts wird gebildet von den in Geschlechtsorgane umgewandelten Blättern und dem sie tragenden Axengebilde; sind die unmittelbar unter den Geschlechtsorganen, an derselben Axe stehenden Blätter durch ihre Stellung, Form, Färbung, Orientirung von den übrigen Blättern der Pflanze verschieden und zeigen sie nahe Beziehungen zu den Geschlechtsorganen, so werden sie mit zur Blüthe gerechnet und im Allgemeinen Blüthenhülle (Blume, Perianthium) genannt. — Als wesentlich für den Begriff der Blüthe ist festzuhalten, dass sie nur Blattgebilde einer einzigen Axe umfasst; dadurch unterscheidet sich die Einzelblüthe immer von dem Blüthenstand (Inflorescenz), einem Axensystem, dessen einzelne Sprosse ebenso viele Blüthen sind oder doch als Blüthen endigen. — Gewöhnlich hört das Längenwachsthum der Blüthenaxe auf, wenn eine bestimmte Zahl von Geschlechtsorganen aus ihr hervorgewachsen sind, der Scheitel der Blüthenaxe ist dann zwischen den obersten (innersten) Blattgebilden der Blüthe verborgen, oft tief eingesenkt. In abnormen Fällen aber (und normal bei Cycas) beginnt sein Scheitelwachsthum von Neuem, die fortwachsende Blüthenaxe producirt abermals Blätter (zuweilen eine neue Blüthe) und so entsteht eine durchwachsene Blüthe. — Aus den Axeln der Blattgebilde der Blüthe pflegen keine Knospen hervorzubrechen, aber auch diess kommt in abnormen Fällen, bei »vergrünten« Blüthen nicht selten vor. So bestätigen diese Vorkommnisse zugleich das Ergebniss der Entwickelungsgeschichte und der rein morphologischen Betrachtung, dass die Blüthe ein eigenthümlich ausgebildeter, metamorphosirter Spross, eine mit Blättern besetzte Axe ist, deren Scheitel wahrscheinlich immer wenigstens potentiell unbegrenzt bleibt. — Der die Blattgebilde der Blüthe tragende Axentheil ist gewöhnlich kurz, jene also dicht zusammengedrängt; bei den Cycadeen und Coniferen tritt diess in geringerem Maasse hervor, als bei den Angiospermen, wo der sehr verkürzte Axentheil sich gern verbreitert, um Raum für die Insertion der zahlreichen Blattgebilde zu gewinnen (Blüthenboden, Torus), häufig sogar sich tief aushöhlt. Unterhalb der Blüthe erscheint die Axe des Blüthensprosses als Blüthenstiel, der entweder nackt ist, oder einige, oft eigenthümlich geformte, meist kleinere Blätter (Vorblätter) trägt. Der Blüthenstiel selbst kann nun die unmittelbare Fortsetzung einer mit Laubblättern und anderen Blattformationen besetzten Hauptaxe sein; dann heisst die Blüthe terminal (im weiteren Sinne), oder der Blüthenstiel ist ein Axelspross, dann ist die Blüthe lateral, axillär, seitlich. Bildet sich die Axe der Keimpflanze (des Embryos) zur Hauptaxe aus und endigt diese endlich mit einer Blüthe (Cycadeen, Papaver u. a.), wird letztere also schon an der ersten Axe der Pflanze erzeugt, so kann diese als einaxige bezeichnet werden; viel häufiger aber sind die Phanerogamen zwei- oder mehraxig, d. h. ihre Blüthen treten erst als Seitensprosse der Hauptaxe oder als dritte, vierte u. s. w. Sprossgeneration hervor.

Die Gesammtheit der männlichen Geschlechtsorgane einer Blüthe kann nach Röper als Androeceum, die der weiblichen als Gynoeceum bezeichnet werden; je nachdem eine Blüthe beiderlei Geschlechtsorgane oder nur eine Art derselben enthält, wird sie als Zwitterblüthe (Hermaphrodit) oder als eingeschlechtige, diclinische Blüthe bezeichnet; sind die diclinischen Blüthen auf derselben Pflanze vorhanden, so heisst diese monöcisch, sind sie auf verschiedenen Pflanzen vertheilt, so heisst die Pflanzenart diöcisch.

Die herkömmliche Nomenclatur der einzelnen Blüthentheile lehnt sich ganz und gar den höchstentwickelten Angiospermen an und passt daher zum grössten Theile nicht auf die

einfachen Blüthen der Gymnospermen; es ist desshalb auch schwer, eine kurze und gemeinsame Darstellung der Blüthenbildung beider Abtheilungen der Phanerogamen in verständlicher Form zu geben; ich verweise desshalb auf die specielle Charakteristik der beiden Abtheilungen (weiter unten), besonders in Betreff der Blüthenhüllen und hebe hier nur diejenigen morphologischen Verhältnisse hervor, die mit der Bildung der Geschlechtszellen (Pollen und Embryosack) und den Folgen der Bestäubung und Befruchtung zusammenhängen.

a. Die Staubblätter (Staubfäden, stamina) tragen die Pollensäcke, in denen der Blüthenstaub, Pollen, das Analogon der Microsporen der höchstentwickelten Kryptogamen erzeugt wird. Man hat also zunächst zu unterscheiden zwischen dem eigentlichen Blattgebilde selbst, welches man allgemein als Träger bezeichnen mag und den Pollensäcken, die es trägt.[1] Das morphologische Verhältniss des Trägers zu den Pollensäcken ist noch wenig bekannt. Bei den Cycadeen, Cupressineen und Taxineen ist der Träger ein breites, flaches oder schildförmig gestieltes Blatt, auf dessen Unterseite die Pollensäcke einzeln sitzen, bei den Cycadeen in grosser Zahl, bei den Cupressineen und Taxineen zu drei bis sechs. Hier macht das Staubblatt ganz den Eindruck eines mit Sporangien besetzten Kryptogamenblattes, die Pollensäcke erscheinen als Excrescenzen des Blattes, ähnlich den Sporangien der Farne und Equiseten; Genaueres ist aber nicht bekannt. Bei den Araucarien wird diese Aehnlichkeit schon mehr verwischt und bei den Abietineen und Gnetaceen tritt sie noch weiter zurück, indem sich die Gestaltung der Staubblätter der der Angiospermen annähert, wo der Träger gewöhnlich fadenförmig wird und an Masse weit zurücktritt, indem er zugleich die gewöhnliche Blattform ganz verliert; die Pollensäcke wachsen sehr rasch heran, während der fadenförmige Träger (Filament) erst später sich verlängert. Am Gipfel des Trägers sind bei den Angiospermen gewöhnlich rechts und links je zwei Pollensäcke paarweise nebeneinander angebracht; jedes Paar verwächst zu einem Körper und ist von dem Paar der anderen Seite durch die Verlängerung des Trägers, die man als Connectiv bezeichnet, getrennt. Statt der paarigen Säcke ist zuweilen (Asclepiadeen) nur je ein rechts und ein links liegender Pollensack vorhanden. Da nun die rechts und links am Connectiv sitzenden Pollenbehälter häufig dicht nebeneinander liegen, weil das Connectiv schmal ist, so fasst man sie unter dem Namen Anthere zusammen, eine Bezeichnung, die selbstverständlich nach dem eben Gesagten auf die Cycadeen und selbst auf die Cupressineen keine Anwendung findet. Die aus vier paarig verwachsenen Pollensäcken bestehende Anthere öffnet sich meist (nicht immer) so, dass der Pollen aus je zwei Pollensäcken durch einen gemeinsamen Riss, Porus u. s. w. austritt; diess hat offenbar dazu geführt, eine aus vier Pollensäcken bestehende Anthere als zweifächerig zu bezeichnen, wir werden, gleich einigen neueren Schriftstellern, solche Antheren vierfächerig nennen. — Jede Antherenhälfte erscheint gleich anfangs bei der Entwickelung als ein Ganzes, ein aus Urmeristem bestehender rundlicher, später meist länglicher Gewebekörper, dessen Zusammensetzung aus zwei Pollensäcken erst bei der Anlegung der Pollenmutterzellen deutlich wird. Die directe Beobachtung der Entwickelungsgeschichte giebt aber keinen genügenden Aufschluss über die morphologische Natur der Anthere, die eher aus Missbildungen zu erschliessen sein dürfte. Nach Cassini und Röper wären die beiden Antherenhälften die angeschwollenen Seitenhälften der Lamina des Staubblattes selbst, die Loculamente also blosse Aushöhlungen im Blattparenchym, oder besser die Pollenmutterzellen würden im Innern des jungen Blattgewebes sich differenziren, ähnlich wie die Sporenmutterzellen im fertilen Blattsegment der Ophioglossen. Jener Ansicht nach würde nun die Furche zwischen den beiden Pollensäcken einer Antherenhälfte dem Rande des Staubblattes

1) Bei den Angiospermen hat man zuweilen Ursache anzunehmen, dass Staubblätter sich ohne Pollensäcke, also steril entwickeln; es liegt darin physiologisch genommen ein Widerspruch, aber die Stellungsverhältnisse derartiger Blattgebilde und morphologische Erwägungen anderer Art lassen es dennoch gerechtfertigt erscheinen, sie als metamorphosirte Staubblätter oder Staminodien zu betrachten.

entsprechen, was indessen nach den Beobachtungen H. v. Mohl's wenigstens nicht immer der Fall sein dürfte: wenn bei Rosen, Mohn, Nigella damascena u. a. die Staubblätter (bei sogen. Füllung der Blüthe) sich in Blumenblätter umwandeln, so erkennt man mit Bestimmtheit,[1]) dass die vorderen und die hinteren Antherenloculamente nicht einander gegenüber stehen, was der Fall sein müsste, wenn jene der Ober-, diese der Unterseite des Staubblattes angehörten, sondern dass sich beide auf der oberen Blattfläche bilden, das vordere Antherenloculament näher an der Mittellinie des Blumenblatts, das hintere näher am Rande desselben; ferner dass die beiden Loculamente eines »Antherenfachs« (Antherenhälfte) nicht immer unmittelbar neben einander stehen, sondern dass sie häufig durch ein ziemlich breites Stück des Blumenblattes von einander getrennt sind und dass dieses Mittelstück sich zur Scheidewand zwischen den beiden Loculamenten contrahirt. Sollte diess bei den Angiospermen allgemein sein, so wäre damit ein wesentlicher Unterschied zwischen ihnen und den Gymnospermen festgestellt, bei denen die Pollensäcke unzweifelhaft der Unterseite des Staubblattes angehören.

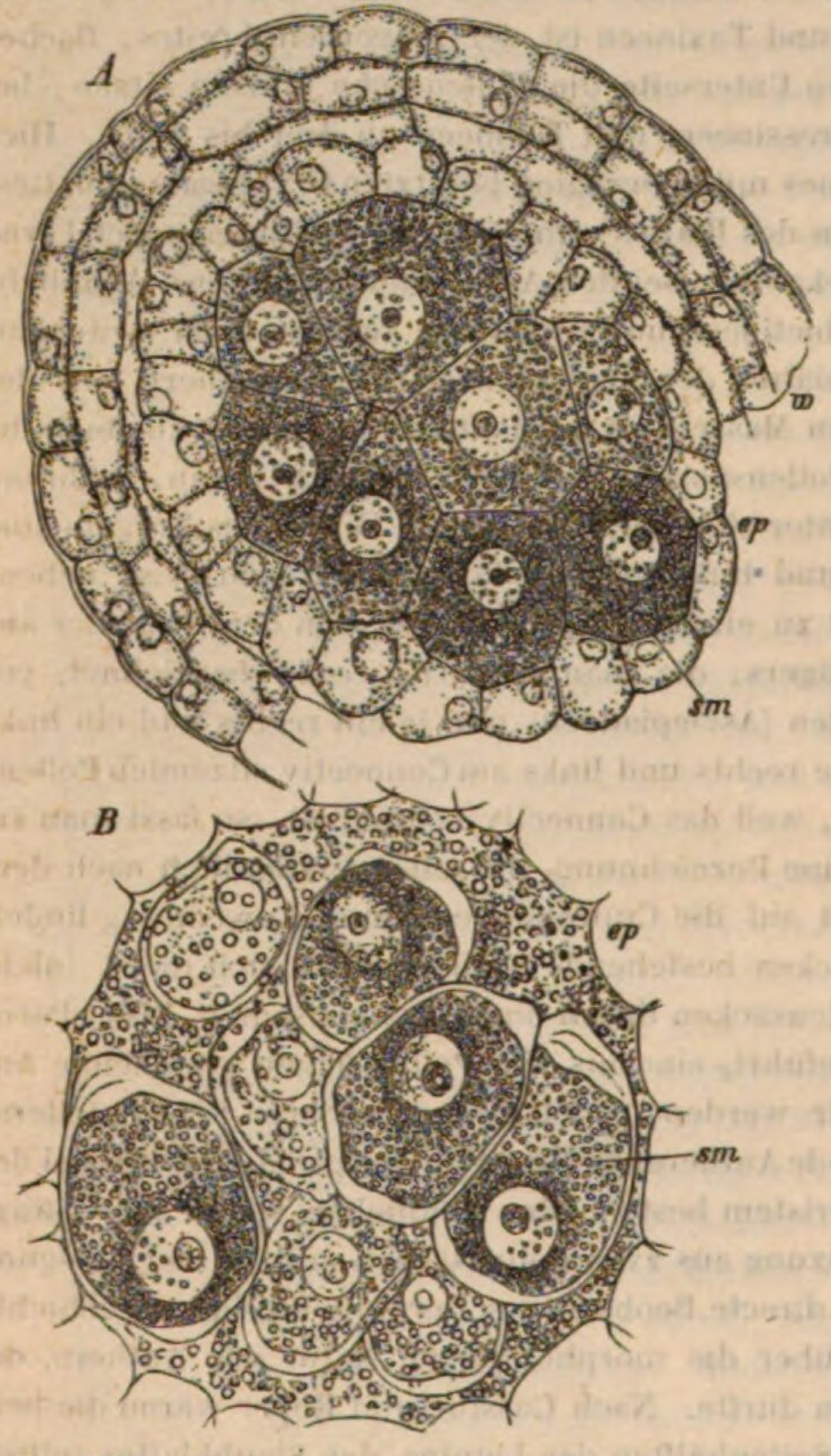


Fig. 295. Funkia cordata: *A* Querschnitt durch einen jungen Pollensack vor der Isolirung der Mutterzellen *sm*; *ep* das Epithel, welches das Loculament auskleidet; *w* Wandung des Pollensackes. — *B* das Loculament des Pollensackes nach Isolirung der Mutterzellen *sm*; *ep* Andeutung des Epithels (500). Die weitere Entwickelung der Pollenmutterzellen und des Pollens, vergl. Fig. 12 p. 16 und Fig. 19 p. 23, wo *A* ein Querschnitt der Anthere und *cn* das Connectiv, *lc* die Loculamente bedeuten.

Die Enstehung des Pollens und die Ausbildung der Wandung der Pollensäcke zeigt eine nicht zu verkennende Aehnlichkeit mit der Differenzirung des Gewebes der Sporangien der Gefässkryptogamen in Sporangienwand und Sporenmutterzellen; diese Aehnlichkeit ist aber nicht eine specifische, sondern eine generelle; die Vorgänge bei der Pollenbildung gleichen nicht genau denen der Sporenbildung einer bestimmten Kryptogamenclasse, sondern sie wiederholen diejenigen Züge, die allen Gefässkryptogamen in dieser Hinsicht gemeinsam sind. Gerade bei den Cycadeen und Coniferen, wo die Pollensäcke eine auffallende Aehnlichkeit mit den Sporangien darbieten, sind genauere Untersuchungen über die erste Differenzirung der Pollenmutterzellen nicht vorhanden; zur allgemeinen Erläuterung dieser Verhältnisse wenden wir uns daher sofort an die Mono- und Dicotylen. Schon frühzeitig in der jungen Blüthenknospe erscheinen die Staubblätter als Protuberanzen der Blüthenaxe, bestehend aus kleinzelligem, homogenem Urmeristem. Sehr bald werden die beiden Antherenhälften und das Connectiv äusserlich unterscheidbar und bald darauf beginnt die Differenzirung des Gewebes in jeder Antherenhälfte in der Art, dass je zwei, dem Connectiv parallele Längsreihen von Zellen im Innern des Gewebes stärker wachsen, ohne sich zu theilen, während die sie umgebenden Zellen fortfahren sich zu theilen und ein kleinzelliges

1) H. v. Mohl: Vermischte Schriften, p. 42.

Gewebe um jene Urmutterzellen des Pollens bilden. Erst nach bedeutendem Wachsthum der ganzen Anthere und nachdem der Grössenunterschied der Pollenmutterzellen und der sie umgebenden Gewebezellen ein sehr bedeutender geworden ist, theilen sich auch jene wiederholt in allen Richtungen des Raumes: die zwei Längsreihen[1]) von Urmutterzellen in jeder Antherenhälfte erzeugen somit zwei längliche Gruppen noch immer grosser dicht mit Protoplasma erfüllter und grosse centrale Zellkerne enthaltender Zellen, die anfangs dünnwandig und unter sich und mit den benachbarten gewebeartig verbunden sind; diess sind die jungen Pollenmutterzellen (Fig. 295 *A*); ihre Wände verdicken sich (meist ungleichförmig) und bald treten sie aus dem parenchymatischen Verband; sie isoliren sich vollständig von einander und durch stärkeres Wachsthum des sie umgebenden Gewebes wird bei den meisten Monocotylen eine mit Flüssigkeit erfüllte Höhlung gebildet, in der die Pollenmutterzellen locker neben einander schwimmen (Fig. 295 *B*), während sie bei den Dicotylen meist gedrängt neben einander liegen und das Loculament völlig ausfüllen (Fig. 296 *B*, *m*). Jedes so mit Mutterzellen erfüllte Loculament ist von seinem Nachbar durch eine mehrschichtige

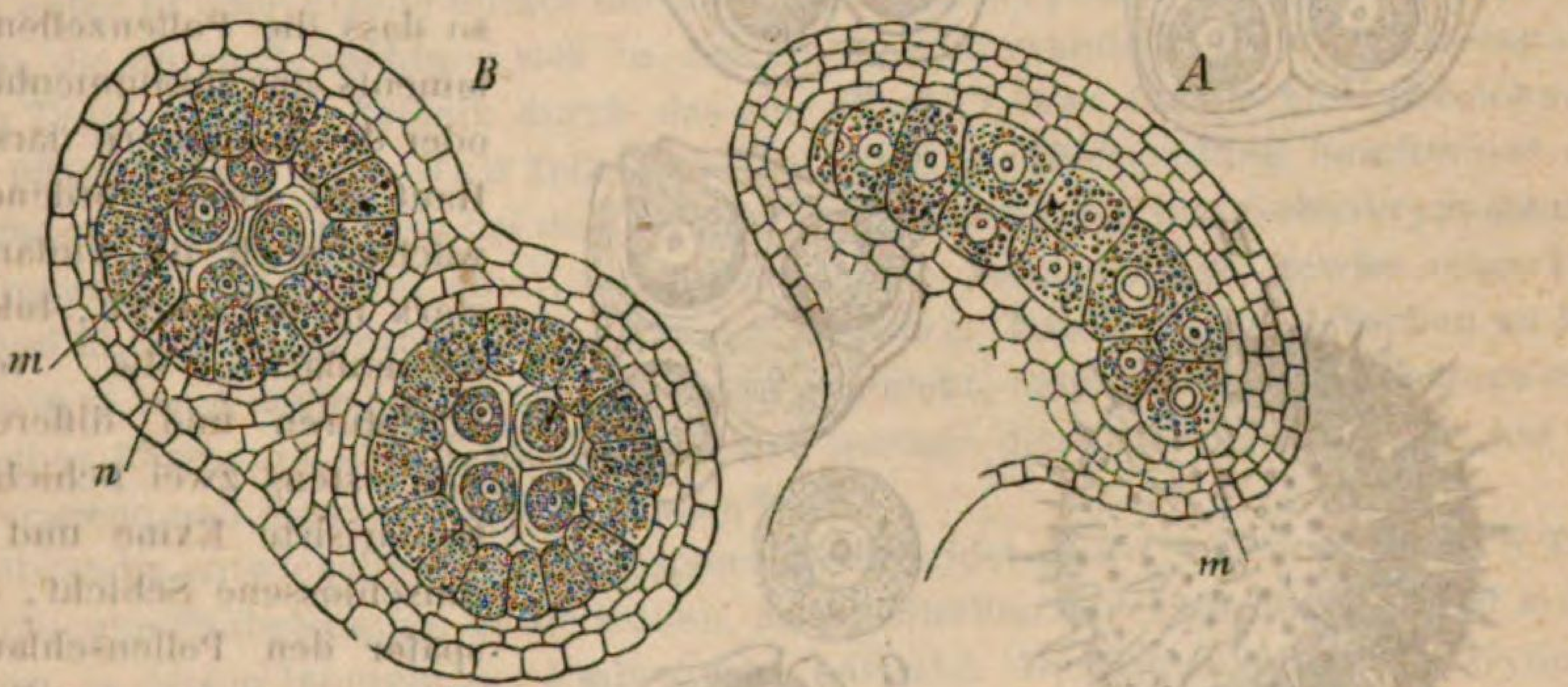


Fig. 296. Althaea rosea: *A* Pollensack von der Seite gesehen, *B* Querschnitt einer Antherenhälfte, die beiden Pollensäcke zeigend; *m* die Pollenmutterzellen, in *A* noch gewebeartig verbunden, in *B* schon in je vier Pollenzellen getheilt; *n* das Epithel des Loculaments. (Jede Antherenhälfte aus zwei Pollensäcken bestehend, wird hier von einem langen Ast des Filaments getragen).

Gewebelamelle (Scheidewand der Loculamente) getrennt und ebenso von mehreren kleinzelligen Gewebeschichten nach aussen umgeben; von diesen bildet sich die äusserste zur Epidermis des Pollensacks um, die nächst innere nimmt häufig eigenthümliche Verdickungsformen ihrer Wände an, die später bei dem Aufreissen der Antherenfächer mechanisch mitwirken (fibröse Zellen); die innerste, das Loculament unmittelbar umgrenzende Zellschicht der Wandung dagegen bleibt zartwandig, erfüllt sich mit körnigen Stoffen und häufig strecken sich ihre Zellen in radialer Richtung; so wird ein das Loculament umgebendes Epithel gebildet (Fig. 295 *A ep* und Fig. 296 *B n*), welches später während der Pollenreife verschwindet; meist liegt zwischen ihm und der fibrösen Schicht (dem Endothecium) noch eine später ebenfalls schwindende Zellschicht. — Die Pollenmutterzellen, deren Haut sich oft, zumal bei den Dicotylen, ausserordentlich stark verdickt, aber weich und gallertartig bleibt, theilen sich in je vier Pollenzellen. Die Viertheilung ist bei den Monocotylen meist eine succedane Zweitheilung (p. 16, Fig. 12), die aber zuweilen nur durch das Auftreten zweier Zellkerne, deren Wiederauflösung und Auftreten von vier Kernen angedeutet ist. Die Theilungswände treten gleichzeitig in ihrer ganzen Ausdehnung auf, wie bei Gewebezellen (p. 16, Fig. 12); bei vielen Dicotylen dagegen folgt dem Auftreten der vier Kerne im Protoplasmakörper der Mutterzellen sofort die Contraction des letzteren, von aussen nach innen fortschreitend, wobei an der sich einschnürenden Oberfläche des Protoplasma's Zellhautschichten (die sogen.

1) Ueber einige Abweichungen von diesem Verhalten vergleiche unten unter »Angiospermen«.

Specialmutterzellen) ausgeschieden werden; die Theilungswände wachsen von aussen nach innen, bis sie sich in der Mitte berühren (Fig 297 *A*, *D*, *E*). Bald nach vollendeter Theilung der vier Protoplasmakörper umgiebt sich jeder mit einer anfangs dünnen, aber derben resistenten Haut, der jungen Pollenhaut, die sich von den umgebenden während der Theilung gebildeten weichen Schichten (den Specialmutterzellhäuten) scharf trennt (Fig. 36, p. 34); diese werden bald aufgelöst und so die bereits mit eigenen Häuten bekleideten Pollenzellen von einander isolirt. Zuweilen erfolgt indessen diese Isolirung nicht (wie bei Orchideen, Ericaceen u. a.), die Pollentetraden bleiben vereinigt und bei vielen Orchideen und Mimoseen bleiben sogar die Mutterzellen verbunden, so dass die Pollenzellen eines Loculaments eine zusammenhängende Masse oder deren mehrere darstellen. — Die Haut der freigewordenen Pollenzelle wächst noch im Umfang und meist stark in die Dicke, bildet auf ihrer Aussenfläche die verschiedensten Sculpturen und differenzirt sich in mindestens zwei Schichten, eine cuticularisirte Exine und eine von ihr umschlossene Schicht, die Intine, die später den Pollenschlauch austreibt. (Weiteres unter den Rubriken Gymnospermen und Angiospermen.)

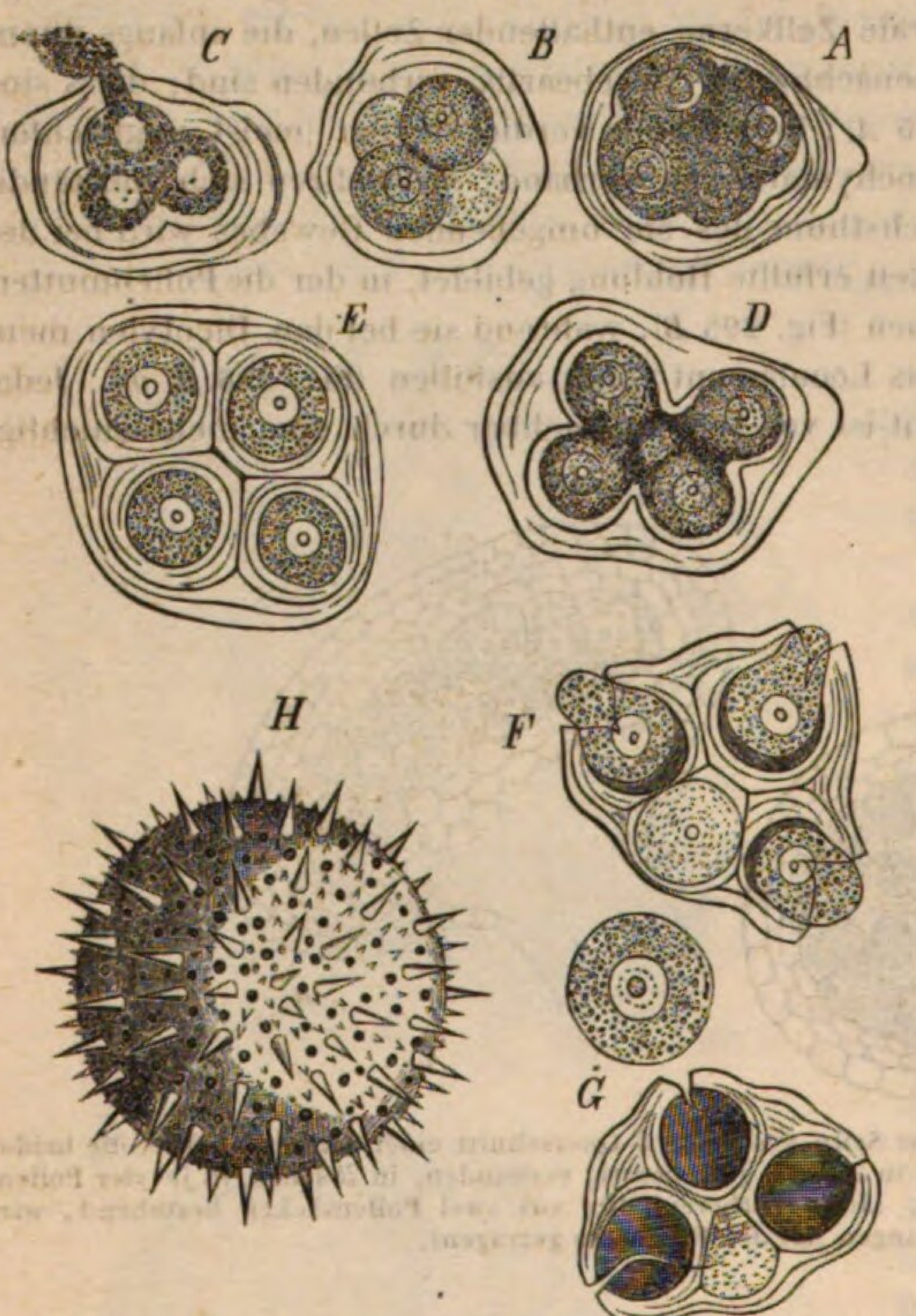


Fig. 297. Althaea rosea: Viertheilung der Pollenmutterzellen *A*—*E*; bei *F* und *G* eine Tetrade, deren Specialmutterzellhäute unter Einfluss des Wassers platzen und die Protoplasmakörper der jungen Pollenzellen austreten lassen. *H* ein ausgewachsenes Pollenkorn von aussen gesehen bei gleicher Vergr. (Vergl. Fig. 11. p. 15).

b. Die Fruchtblätter (Carpelle) sind von zweierlei Art: gewöhnlich erzeugen sie die Samenknospen, entweder an ihren Rändern oder auf ihrer oberen (inneren) Fläche; bei den Dicotylen kommt es jedoch auch vor, dass sie blos zur Bildung eines Hohlraumes (der Fruchtknotenhöhle) dienen, innerhalb dessen die Samenknospen aus dem Ende der Blüthenaxe selbst hervorwachsen (Primulaceen, Compositen). — Bei den Cycadeen und Coniferen bleiben die Carpelle flach ausgebreitet, die an ihren Rändern oder auf ihrer Oberfläche sitzenden Samenknospen bleiben entweder ganz unbedeckt oder sie werden nur zwischen den dicht zusammengedrängten Fruchtblättern versteckt; diese Pflanzen werden desshalb als Nacktsamer (Gymnospermen) von den anderen (Mono- und Dicotylen) unterschieden, bei denen die Carpelle durch Verwachsung der Ränder oder Seitentheile, oft mit Zuhilfenahme der ausgehöhlten Blüthenaxe einen Hohlraum, den Fruchtknoten (Ovarium) umschliessen, in welchem die Samenknospen eingeschlossen sind; diese Classen der Phanerogamen werden daher als Angiospermen [1]) bezeichnet. (Weiteres siehe unter Angiospermen.)

c. Die Samenknospe ist das Organ, welches in seinem Inneren den Embryosack (das Analogon der Macrospore der Gefässkryptogamen) erzeugt und nach der Befruchtung

1) Von ἀγγεῖον = Gefäss, Behälter, Fruchtknoten und σπέρμα = Same.

durch den Pollenschlauch sich in den Samen umwandelt; der Name Samenknospe soll nicht zu der Annahme verleiten, als ob dieses Organ eine Knospe im Sinne eines noch unentwickelten blättertragenden Sprosses wäre (wofür es von Schleiden, Schacht, Braun u. A. wirklich gehalten wird), vielmehr soll, in Ermangelung eines besseren Wortes, der Zusatz »Knospe« hier nur einen Jugendzustand überhaupt andeuten. Diese Bezeichnungsweise hat allerdings etwas Missliches, wenn man aber den Sachverhalt kennt, so kann sie ohne Schaden beibehalten werden und jedenfalls ist sie der alten und auch jetzt noch allgemein festgehaltenen Bezeichnung »Ei« oder »Eichen« (Ovulum) weit vorzuziehen, da man unter dem Wort Ei zunächst in der Zoologie ein Gebilde versteht, mit dem die Samenknospe nicht die entfernteste Aehnlichkeit besitzt; zudem ist, einer wirklichen Analogie mit dem thierischen Ei entsprechend, dieses Wort bereits auf diejenige Zelle der Kryptogamen übertragen worden, die durch Befruchtung den Embryo bildet; da nun auch in der Samenknospe jederzeit eine einzelne Zelle durch Befruchtung den Embryo erzeugt, so muss diese unbestreitbare Uebereinstimmung in der Nomenclatur festgehalten werden; ich verstehe daher auch bei den Phanerogamen unter Ei oder Eizelle immer nur diejenige im Embryosack der Samenknospe erzeugte Zelle, die durch Befruchtung sich in den Embryo umwandelt. Es wird so eine der wichtigsten Thatsachen der Botanik durch das eine Wort Ei oder Eizelle kurz bezeichnet; überall im Pflanzenreich ist es eine Zelle, welche durch die Befruchtung unmittelbar die neue Generation erzeugt, ebenso bei den Algen und Pilzen, wie bei den Gefässkryptogamen und Phanerogamen; und diese eine, so ausgezeichnete Zelle verdient gewiss einen besonderen und überall denselben Namen: Ei oder Eizelle. Das Ei als Keimbläschen zu bezeichnen, wie es bei den Phanerogamen allgemein geschieht, halte ich deshalb für unzweckmässig, weil es überhaupt kein Bläschen ist; wer möchte diese Bezeichnung z. B. auf die Eier der Fucaceen und Saprolegnieen anwenden? —

An vollständig entwickelten Samenknospen unterscheidet man 1) einen stielartigen Träger, den Funiculus (Nabelstrang), 2) die Hüllen, Knospenhüllen oder Integumente, und 3) den Knospenkern, in dessen Innerem der Embryosack entsteht. Die Samenknospe der Gymnospermen und vieler Dicotylen hat nur ein Integument, die der Monocotylen (mit Ausnahme von Amaryllideen) und vieler Dicotylen hat deren zwei; wo zwei Integumente vorkommen, wird das äussere später als das innere gebildet und zuweilen entsteht noch später (nach der Befruchtung) ausserhalb eine dritte Hülle, die dann als Samenmantel (Arillus) bezeichnet wird. In seltenen Fällen (Santalaceen, Balanophoreen) fehlen Integumente und Funiculus ganz, der Knospenkern ist allein vorhanden. Die Integumente umwachsen den Knospenkern von seiner Basis her als Ringwälle sich erhebend und umhüllen ihn bis zum Scheitel, oft weit über diesen hinauswachsend; über der Scheitelwölbung des Knospenkerns, die als Kernwarze unterschieden wird, verengt sich der Rand der Integumente, zumal der des inneren, und bildet so einen engen Eingang oder Canal, der auf die Kernwarze zuführt und Micropyle (Knospenmund) genannt wird (*e s* Fig. 298 *VII*). — Der Stiel der Samenknospe (Funiculus) ist mit seltenen Ausnahmen (Orchideen) von einem axilen Fibrovasalstrang durchzogen, der an der Basis des Knospenkernes aufhört oder bis ins innere Integument sich fortsetzt und sich dort verzweigt (Cycadeen). — Die äusseren Formen der zur Befruchtung bereiten Samenknospen sind sehr verschieden; abgesehen von mancherlei Auswüchsen am Funiculus und den Integumenten, sind besonders die Richtungsverhältnisse des Kerns (sammt seinen Hüllen) zum Funiculus wichtig. Die Samenknospe ist gerade oder atrop, wenn der Kern keine Krümmung zeigt (Cycadeen, Cupressineen, Rheum u. a.); viel häufiger ist sie anatrop, d. h. der Scheitel des Knospenkerns (also auch die Micropyle) ist der Basis des Funiculus zugewendet, die Integumente sind an einer Seite mit diesem der Länge nach verwachsen (vergl. Fig. 298 Nr. VI), der Knospenkern ist dabei selbst gerade, der mit den Integumenten verwachsene Theil des Funiculus wird Raphe genannt. Dies ist die häufigste Form der Samenknospen bei den Angiospermen, viel seltener ist die campylotrope Form (z. B. Beta), wo der Knospenkern selbst gekrümmt ist, sein Scheitel sammt der Micropyle krümmt sich gegen seine eigene Basis (die sogen. Chalaza) zurück; eine Verwachsung der

Integumente mit dem Funiculus findet dabei nicht statt. Das sind indessen nur die auffallendsten Formen, die durch zahlreiche Uebergangsformen verbunden sind.

Der Ort, aus welchem die Samenknospen entspringen, heisst **Placenta**, die also nach dem früher Gesagten gewöhnlich dem Rande der Carpelle, seltener deren Oberseite (Buto-

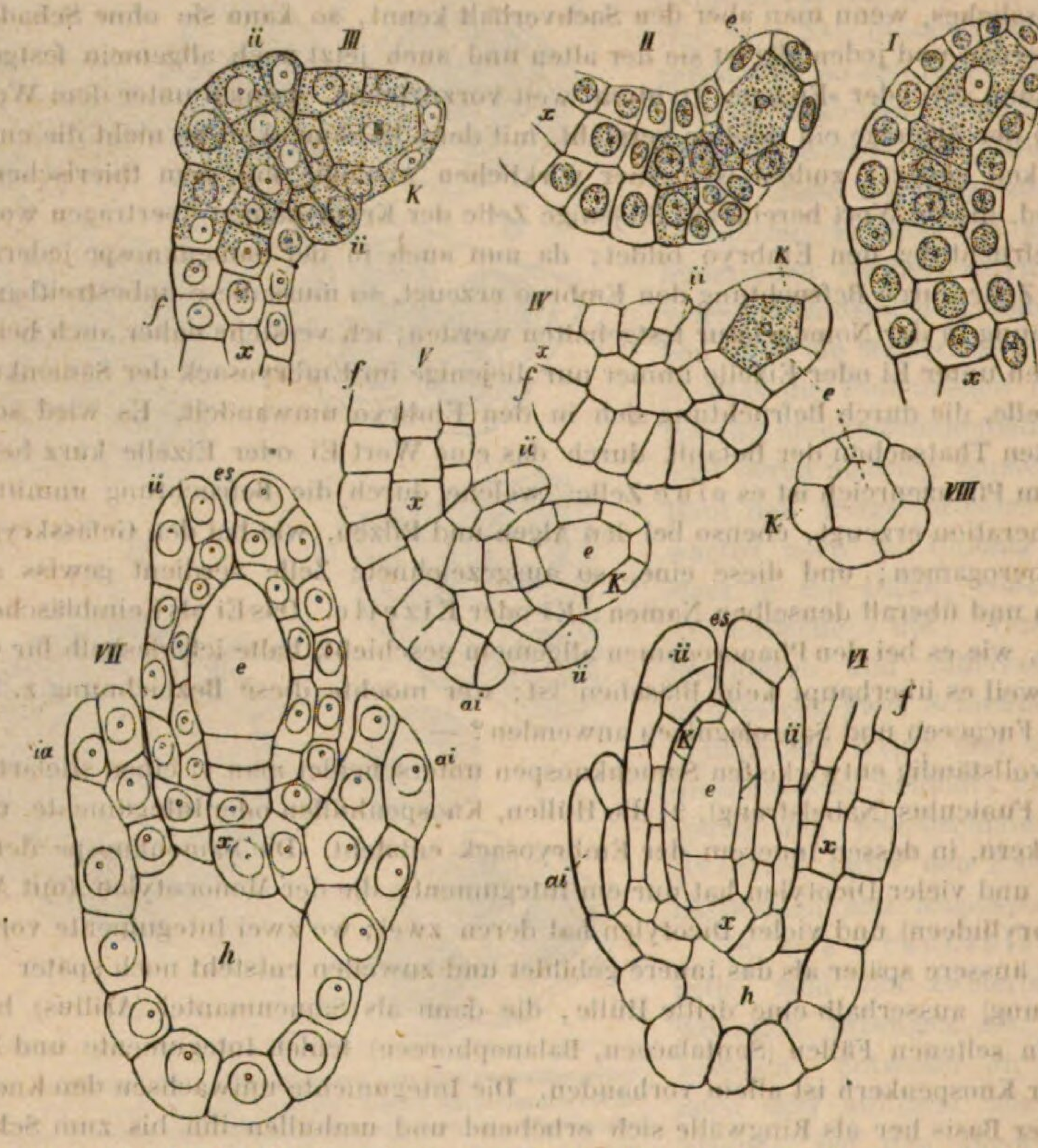


Fig. 298. *Orchis militaris*: Entwickelung der Samenknospen (550); die Entwickelungsfolge in der Reihenfolge der Zahlen *I—VII*. — *VIII* ist Querschnitt von *I*. — *I—VI* sind von der Seite und im optischen Längsschnitt gesehen, *VII* von vorn, der Funiculus würde hinten liegen. — Es bedeutet *x x* die axile Zellreihe, die obere Zelle derselben wird zum Embryosack *e*; *f* der Funiculus; *i i* das innere, *ia* das äussere Integument; *k* der Knospenkern *es* die Micropyle. — *h* ein Intercellularraum. — Bei *VII* hat der Embryosack *e* die Gewebeschicht des Knospenkerns völlig verdrängt.

mus, Nymphaea, Cupressineen u. a.), am seltensten dem Ende der Blüthenaxe selbst entspricht. Die ausserordentlich complicirten Verschiebungen und Verwachsungen der Axentheile und Carpelle, die zumal bei den Angiospermen häufig vorkommen, machen es oft ungemein schwierig, den wahren morphologischen Ort der Placenta zu bestimmen und ihre genetische Beziehung zur Axe oder zum Carpell zu entziffern. Die Placenten zeigen häufig keine besonderen Wachsthumserscheinungen, oft aber bilden sie sich wulstartig aus und können so das Ansehen besonderer Organe, besonders im geschlossenen Fruchtknoten während der Reife annehmen.

Die richtige morphologische Deutung der Samenknospe ist mit grossen Schwierigkeiten verknüpft, die nicht einmal durch die Entwickelungsgeschichte ganz beseitigt werden; auch hier, wie bei der Anthere, führt die Beobachtung von stufenweise auftretenden Missbildungen zu befriedigenderen Ergebnissen, an deren Hand erst die Entwickelungsgeschichte selbst ihre tiefere Deutung findet. C. Cramer hat sich das Verdienst erworben, durch eigene sehr ge-

naue Beobachtungen in dieser Richtung und sorgfältige Sichtung der Literatur[1]) hier einen festen Boden herzustellen, und wenigstens für eine Reihe von Samenknospen die wahre morphologische Deutung zu geben. Für die Cycadeen kann es keinem Zweifel unterliegen, dass ihre Samenknospen metamorphosirte Fiederblättchen sind, bei den Coniferen, Gnetaceen und Angiospermen aber treten grössere Schwierigkeiten ein; auch hier zeigt oft schon die Beobachtung junger Zustände, dass das Verhältniss ein ähnliches ist, wie bei den Cycadeen, so z. B. bei den Phaseolus, wo die Samenknospen wie Fiederblättchen aus den noch nicht verwachsenen Rändern der Carpelle hervorwachsen; aber selbst in diesen Fällen ist das Stellungsverhältniss des Knospenkernes, die morphologische Deutung der Integumente und des Funiculus aus der Entwickelungsgeschichte nicht zu entziffern; die Schwierigkeiten häufen sich noch, wenn die Samenknospe eine unmittelbare Fortsetzung der Blüthenaxe zu sein scheint, wie bei Taxus, Rheum u. a.; man wird hier leicht verleitet, die Samenknospe als die Terminalknospe der Axe zu betrachten und ihr also eine ganz andere Deutung zuzuschreiben, als der der Cycadeen, Papilionaceen u. a. Nichts kann aber unwahrscheinlicher sein, als dass bei ganz verschiedenen Pflanzen die Samenknospe dieselbe Bedeutung (als Foliolum eines Blattes) habe, während sie bei nahe verwandten eine ganz verschiedene mor-

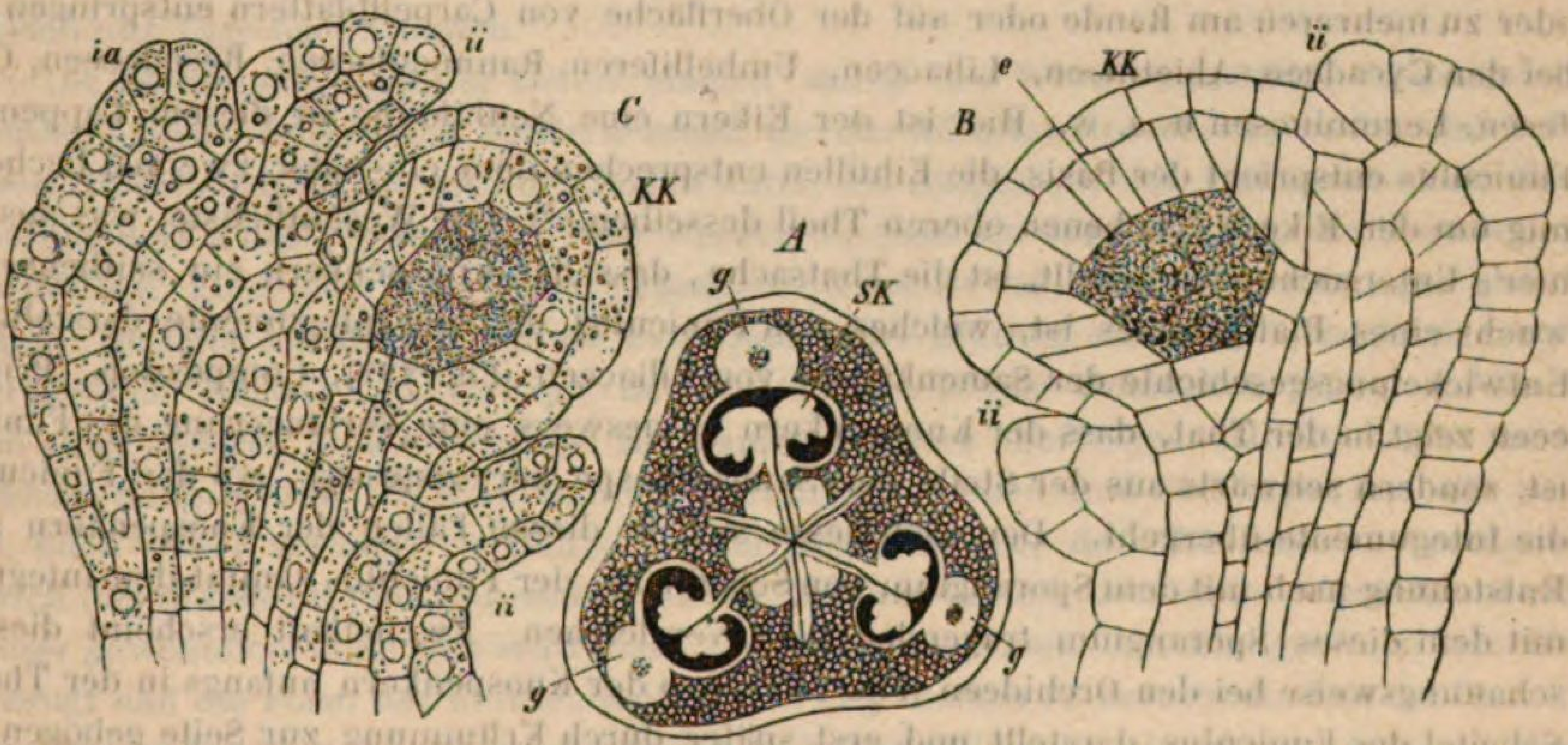


Fig. 299. Funkia cordata. *A* Querschnitt des jungen oberständigen Fruchtknotens, dieser ist dreifächerig, in jedem Fach sind zwei Samenknospen *sk* sichtbar, die aus den umgeschlagenen Carpellrändern hervorwachsen (*g* Gefässbündel von hellem Parenchym umgeben). — *B* und *C* zwei auf einanderfolgende Jugendzustände der Samenknospe im optischen Längsschnitt derselben; *k k* Gewebe des Knospenkerns, *i i* inneres Integument, *ia* äusseres Integument, *e* Embryosack. *A* ist schwach, *B*, *C* sehr stark vergr.

phologische Natur besässe. Cramer's Beobachtungen stufenweiser Missbildungen haben nun zunächst für einige Fälle ergeben, dass die scheinbar terminalen Samenknospen wirklich nicht terminal sind; so bei den Compositen, wo der im Fruchtknoten verborgene Scheitel der Blüthenaxe zuweilen neben der Samenknospe als blättertragende Knospe weiter fortwächst; jene ist demnach ein seitliches Gebilde und ihrer Stellung nach also ein Blatt; weitere Bildungsabweichungen beweisen dies in der That, die Samenknospe bildet sich stufenweise in ein Blatt um, auf dessen concaver Innenseite der Knospenkern hervorsprosst. Bei Primula sinensis erhebt sich die Blüthenaxe im Fruchtknoten am Scheitel fortwachsend und unter diesem die Samenknospen bildend, die schon desshalb als Blätter gedeutet werden können und zahlreiche Missbildungen zeigen, alle Stufen von Uebergängen der Samenknospen in wirkliche Blätter, aus deren Innenseite der Knospenkern hervorsprosst. Die aus der Axe entspringenden Samenknospen sind somit ganze Blätter, d. h. Funiculus und Integument zusammen repräsentiren ein ganzes, aus der Blüthenaxe entspringendes Blatt, der Knospenkern

1) Bildungsabweichungen bei einigen wichtigeren Pflanzenfamilien und die morphologische Bedeutung des Pflanzeneies von C. Cramer (Zürich 1864).

ist ein Auswuchs dieses Blattes. — Delphinium elatum, dessen Samenknospen, wie bei Phaseolus, aus den Carpellrändern entspringen, zeigt, wie bei Missbildungen das Carpell sich in ein offenes, flaches, fiedertheiliges Blatt umwandelt, dessen Fiederlappen die metamorphosirten Samenknospen sind; auch hier entspringt der Knospenkern aus der Ober- (Innen-) Seite des Blattgewebes, welches dem Funiculus und Integument entspricht. Aehnlich ist es bei Melilotus und bei Umbelliferen (Thysselinum, Daucus).[1]) Cramer fasst, auf diese Thatsachen gestützt, seine Ansicht nun folgendermassen zusammen. »Das Pflanzenei (die Samenknospe) ist entweder ein metamorphosirtes Blatt oder ein metamorphosirter Blatttheil (ein Blattzipfel oder ein Auswuchs der Blattoberfläche). Ich halte für ein ganzes Blatt das Ei der Primulaceen und der grossen Familie der Compositen und vermuthe, das Nämliche werde sich bei genauerem Nachsehen auch für andere Pflanzen darthun lassen, besonders für solche, die ein einziges angeblich terminales Ei in der Blüthe besitzen sollen, z. B. Taxus, Urtica, vielleicht auch für die Dipsaceen etc. Der Eikern ist in diesem Falle eine Neubildung auf dem Ovularblatt (der Samenknospe), der Funiculus entspricht der Basis, die Eihüllen entsprechen dem ein- oder zweimal becher- oder kaputzenförmig um den oberen Eikern erhobenen oberen Theil desselben. Dagegen halte ich für blosse Blatttheile (Blattzipfel oder Auswüchse der Blattoberfläche) alle diejenigen Eier, die nachgewiesenermaassen einzeln oder zu mehreren am Rande oder auf der Oberfläche von Carpellblättern entspringen, wie bei den Cycadeen, Abietineen, Liliaceen, Umbelliferen, Ranunculaceen, Resedaceen, Cruciferen, Leguminosen u. s. w. Hier ist der Eikern eine Neubildung an diesem Lappen, der Funiculus entspricht der Basis, die Eihüllen entsprechen dem ein- oder zweimal becherförmig um den Eikern erhobenen oberen Theil desselben.«[2]) Das Wesentlichste, was aus Cramer's Untersuchungen erhellt, ist die Thatsache, dass der Knospenkern ein seitlicher Auswuchs eines Blattgebildes ist, welches den Funiculus und die Integumente darstellt. Die Entwickelungsgeschichte der Samenknospe von Liliaceen (Fig. 299), Compositen, Primulaceen zeigt in der That, dass der Knospenkern keineswegs eine Verlängerung des Funiculus ist, sondern seitwärts aus der Stelle der Samenknospe hervorsprosst, wo der Funiculus in die Integumente übergeht. Demnach liesse sich in diesen Fällen der Knospenkern seiner Entstehung nach mit dem Sporangium von Selaginella, der Funiculus sammt dem Integument mit dem dieses Sporangium tragenden Blatt vergleichen. Zweifelhaft erscheint diese Anschauungsweise bei den Orchideen (Fig. 298), wo der Knospenkern anfangs in der That den Scheitel des Funiculus darstellt und erst später durch Krümmung zur Seite gebogen wird, während an der Krümmungsstelle die Integumente hervorwachsen. Der Umstand, dass die einzelne Samenknospe der Orchideen sich nach Hofmeister aus einer einzigen oberflächlichen Zelle der Placenta entwickelt, würde dieselbe als ein Trichom, ein umgewandeltes Haar erscheinen lassen, ähnlich wie die Sporangien der Farne und Rhizocarpeen.[3]) Hofmeister hebt wiederholt hervor, dass (zunächst bei den Monocotylen) im Knospenkern (bei Orchideen auch im Funiculus) eine axile Zellenreihe vorhanden ist, die von einer oder mehr peripherischen Schichten umgeben wird (aus der bei den Orchideen auch die Integumente hervorwachsen). Eine Zelle (sehr selten einige) dieser axilen Reihe des Knospenkerns ist es nach ihm, die sich zum Embryosack umbildet. Bei Funkia scheint aber nicht eine axile Reihe, sondern

1) Vergl. auch H. v. Mohl: Vermischte Schriften: Ueber die Umwandlung von Antheren in Carpelle, und besonders Tab. I, Fig. 27—29.

2) Den Schlusssatz Cramer's »nur bei den wenigen bis jetzt bekannten Pflanzen mit hüllenlosen Eiern (einigen Amaryllideen und Balanophoreen) entspricht der Eikern, das Ei in seiner Totalität eben diesem Lappen des Fruchtblattes« halte ich nicht für ganz richtig; es ist denkbar, dass der Eikern als Aequivalent eines Sporangiums direct aus einem Carpell hervorwächst.

3) Blattähnliche Missbildungen der Samenknospen der Orchideen sind meines Wissens noch nicht beobachtet, was der genannten Ansicht entspricht. Die morphologische Deutung der aus der Oberfläche der Carpelle entspringenden Samenknospen von Coniferen, Butomus, Papaveraceen, Nymphaeaceen unterliegt ebenfalls noch einigen Schwierigkeiten.

von Anfang an nur eine centrale Zelle im Knospenkern vorhanden zu sein (Fig. 299 *B*), die sich zum Embryosack umbildet, entsprechend der Centralzelle der Sporangien der höheren Kryptogamen, aus der dort die Mutterzellen der Sporen sich bilden; hier bleibt diese Zelle (der Embryosack) ungetheilt, sie entspricht selbst schon einer Macrospore, wie ihr weiteres Verhalten zeigt.

2) Bestäubung und Befruchtung. Bei dem Zusammenwirken des Pollens und der im Embryosack vorgebildeten Eizelle der Phanerogamen sind zwei Momente von hervorragender Bedeutung und von einander wohl zu unterscheiden: die Bestäubung und die Befruchtung. Unter Bestäubung versteht man die Uebertragung des Pollens aus den geöffneten Antheren auf die Narbe der Angiospermen oder auf den Knospenkern der Gymnospermen, dort wird der Pollen durch klebrige Stoffe, oft auch durch Haare festgehalten und zum Austreiben des Pollenschlauchs veranlasst, der bei den Gymnospermen sogleich das Gewebe des Knospenkerns durchdringt, bei den Angiospermen aber durch das Narbengewebe und den oft sehr langen Griffel hinabwächst, um zu den Samenknospen zu gelangen; hier dringt er in die Micropyle ein und bis zum Embryosack vor; erst wenn er diesen berührt (bei den Gymnospermen aber noch tiefer eingedrungen ist), erfolgt die Befruchtung der Eizelle. Zwischen Bestäubung und Befruchtung vergeht oft längere Zeit, zuweilen Monate, häufig indessen nur Tage oder Stunden.

Die Bestäubung wird nur selten einfach durch den Wind vermittelt, in diesem Falle werden enorme Massen von Pollen erzeugt, um das Resultat zu sichern, so bei vielen Coniferen, in seltenen Fällen wird der Pollen durch das Aufplatzen der Antheren auf die Narben geschleudert (Pilea); gewöhnlich aber werden die Insecten dazu benutzt, die Bestäubung zu vermitteln. Zu diesem Zweck sind besondere oft höchst verwickelte Einrichtungen getroffen, um die Insecten anzulocken und sie zum Besuch der Blüthen einzuladen; zugleich wird dabei noch der Nebenzweck verfolgt, den Pollen einer Blüthe womöglich immer auf die Narben einer anderen Blüthe (auch bei Hermaphroditen) zu übertragen. Mit Rücksicht auf diese Zwecke nehmen nun die Blüthentheile bestimmte Formen und Stellungen an, die wir im III. Buch weiter verfolgen wollen; hier sei nur erwähnt, dass die Insecten vorzugsweise durch den in den Blüthen abgesonderten Nectar zum Besuch derselben eingeladen werden; dieser gewöhnlich süsse Saft wird meist tief unten zwischen den Blattgebilden der Blüthe erzeugt und die Form der Blüthentheile ist im Allgemeinen so berechnet, dass das Insect, indem es den Nectar aufsucht, ganz bestimmte Körperstellungen einnehmen muss, wobei es einmal den Pollen aus den Antheren abstreift, ein andermal ihn an den Narben einer anderen Blüthe wieder hängen lässt. Auf diesen Verhältnissen beruht vorzugsweise die ungeheuere Mannichfaltigkeit der Blüthenformen, bei verhältnissmässig einfachem Bildungsplane, der ihnen allen zu Grunde liegt. — Die Organe, welche den Nectar absondern, die Nectarien, haben demnach für die Existenz der meisten Phanerogamen eine ausserordentliche Wichtigkeit; nichtsdestoweniger sind sie meist sehr unscheinbar und, was für das Verhältniss der Morphologie und Physiologie sehr bezeichnend ist, die Nectarien sind trotz ihrer enormen physiologischen Bedeutung an kein morphologisch bestimmtes Glied der Blüthe gebunden, fast jeder beliebige Blüthentheil kann als Nectarium fungiren; das Nectarium ist also kein morphologischer, sondern ein rein physiologischer Begriff und fällt insofern unter den allgemeinen physiologischen Begriff der Drüsen. Häufig ist es nur eine kleine Stelle an der Basis der Carpelle (Nicotiana) oder der Staubfäden (Rheum) oder der Blumenblätter (Fritillaria), die, ohne weiter hervorzutreten, den Nectar bildet, nicht selten sind es drüsige Protuberanzen der Blüthenaxe zwischen den Insertionen der Staubfäden und Blumenblätter (Cruciferen, Fumariaceen); oft verwandelt sich zur Absonderung und Aufbewahrung des Nectars ein Organ, z. B. ein Blumenblatt in einen hohlen Behälter, indem es eine spornartige Aussackung (Sporn) bildet (Orchideen, Viola), oder alle Blumenblätter bilden sich hohl, krugförmig als Hectarien aus, so bei Helleborus, oder sie nehmen die wunderlichsten Formen an, wie die in Nectarien verwandelten Corollenblätter von Aconitum.

Häufig treten schon in Folge der Bestäubung, noch vor der Befruchtung, auffallende

Veränderungen an den Blüthentheilen, zumal am Gynaeceum ein und besonders dann, wenn die betreffenden Theile von zarter Structur sind; so welken häufig die Narben, Griffel, Corollen, der Fruchtknoten schwillt an (Gagea, Puschkinia) u. dgl. Die auffallendste Wirkung der Bestäubung macht sich bei vielen Orchideen dadurch geltend, dass die Samenknospen erst in Folge der Bestäubung sich bilden.

Energischer und mannichfaltiger aber sind die Veränderungen, welche durch das Eintreffen des Pollenschlauchs am Embryosack, durch die Befruchtung also, angeregt werden; die Eizelle bildet den Embryo; das Endosperm, bei den Gymnospermen schon vorher gebildet, wird bei den Angiospermen erst in Folge der Befruchtung angelegt, die Samenknospen wachsen sammt dem Fruchtknoten, ihre Gewebeschichten differenziren sich, verholzen, werden pulpös, trocknen etc.; die oft enorme Vergrösserung des Ovariums (z. B. bei Cocos, Cucurbita u. a. um das Mehrtausendfache des Volumens) zeigt auffallend, dass die Folgen der Befruchtung sich auch auf die übrige Pflanze erstrecken, insofern diese die Nährstoffe liefert. Auffallende Gestalt-, Structur- und Volumenänderungen treten meist nur an den Carpellen, Placenten und Samen nach der Befruchtung ein, aber sehr häufig finden solche auch an anderen Theilen statt: so z. B. ist es der Blumenboden (die Axe), welche die pulpöse Anschwellung bildet, die man als Erdbeere bezeichnet, und auf deren Oberfläche die kleinen eigentlichen Früchte sitzen; so ist es die enorm verdickte und tief ausgehöhlte Axe der Inflorescenz bei den Ficusarten, welche die Feige darstellt (p. 180), die nach der Befruchtung süss und pulpös wird; bei den Maulbeeren sind es die Hüllblätter der Blüthe, welche anschwellend die saftige Hülle der Frucht bilden, bei Taxus ist es ein becherförmiger Auswuchs der Axe unter der Samenknospe (Samenmantel), der den nackten Samen mit einer fleischigen, rothen Hülle umgiebt u. s. w. Der populäre Sprachgebrauch pflegt alle diejenigen Theile, welche in Folge der Befruchtung eine auffallende Veränderung zeigen, unter dem Namen Frucht zusammenzufassen, besonders dann, wenn sie sich als ein Ganzes von der Mutterpflanze ablösen; ihm ist die Erdbeere, ebenso wie der mit seinem Samenmantel umhüllte Same von Taxus, ebenso wie die Feige und Maulbeere eine Frucht. Der botanische Sprachgebrauch indessen schränkt den Umfang des Begriffes Frucht in engere Grenzen ein, die freilich auch nicht scharf gezogen sind. Mit möglichst genauer Anlehnung an den botanischen Sprachgebrauch könnte man das ganze in Folge der Befruchtung reif gewordene Gynaeceum als Frucht bezeichnen; besteht dasselbe aus unter sich verwachsenen Carpellen oder einem unterständigen Fruchtknoten, so bildet die Blüthe eine einzelne ganze Frucht, sind die Carpelle nicht verwachsen, so bildet jedes eine Theilfrucht oder ein Früchtchen; indessen hat auch diese Eingrenzung des Begriffs ihr Unbehagliches, insofern man eine Hagebutte, einen Apfel dann eigentlich nicht mehr eine Frucht nennen darf, insofern auch hier die saftige Hülle nicht aus dem Gynaeceum hervorgeht; auch bei den Cycadeen und Coniferen wird das, was man in Vergleich mit den Angiospermen bei strenger Begriffsbegrenzung Frucht nennen soll, fraglich. Es wäre daher am besten, für gewisse Phanerogamen den Begriff besonders zu begrenzen.

Für den Anfänger ist vor Allem das hervorzuheben, dass die Frucht morphologisch genommen nichts Neues an der Pflanze ist; alle morphologisch bestimmbaren Theile der Frucht sind schon vor der Befruchtung angelegt und morphologisch charakterisirt, in Folge der Befruchtung werden die morphologischen Glieder des Gynaeceums nur physiologisch verändert. Morphologisch Neues wird nur in der Samenknospe erzeugt, das Endosperm und der Embryo.

Die wichtigeren Fruchtformen werden bei den Gymnospermen und Angiospermen genannt werden. Ich schliesse hier einstweilen mit der Bemerkung, dass sie gerade so wie die Ausbildung der Blüthentheile vor der Befruchtung, ihre Farbe, Grösse, Consistenz etc. wesentlich darauf berechnet ist, die Bestäubung durch Insecten oder andere mechanische Mittel zu ermöglichen, auch die Form, Farbe, Consistenz der Früchte, also ihre physiologischen Merkmale sich sämmtlich auf die Samenaussaat beziehen; es kommt darauf an, Thiere anzulocken, die den Samen von sich geben, wenn sie die Fruchtmasse verdaut haben, oder in

anderen Fällen Thiere durch Stacheln, harte Schalen etc. abzuhalten; in wieder anderen Fällen sollen flügelartige Fortsätze oder Haarkronen etc. am Samen oder der Frucht dem Winde einen Angriffspunct zur Ausstreuung des Samen oder ganzer oder zertheilter Früchte bieten. Während sich die morphologische Natur der Blüthe und der Frucht nur aus ihrer ersten Anlage verstehen lässt, ist ihre physiologische Ausbildung, die Art der Metamorphosen nur begreiflich, wenn man dort die Mittel zur Bestäubung, hier die zur Samenaussaat in Betracht zieht.

3) Blüthenstand (Inflorescenz). Es ist verhältnissmässig selten, dass die Blüthen vereinzelt an einem Pflanzenstock auftreten (und dann sind es meist grosse Blüthen), indem sie entweder den Gipfel eines Laubsprosses einnehmen (terminal sind), oder hier und da aus den Blattaxeln entspringen. Viel häufiger kommen statt einzelner Blüthen Inflorescenzen zum Vorschein; eine solche ist ein Axensystem, dessen Zweige an ihren Enden oder in ihren Blattaxeln Blüthen tragen. Sind blüthentragende Axen weiter abwärts noch mit Laubblättern besetzt, so ist eine scharfe Grenze zwischen dem vegetativen Stock und der Inflorescenz meist nicht vorhanden, sind dagegen die subfloralen Blätter der Blüthenzweige Hochblätter, klein, eigenthümlich gefärbt und geformt, sind die Axentheile selbst anders entwickelt als sonst, dicker oder dünner, kürzer oder länger u. s. w., so gewinnt der ganze Blüthenstand ein besonderes Ansehen, er erscheint als ein Ganzes, oft scharf abgegrenzt von dem übrigen vegetativen Stock und häufig nimmt er einen bestimmten Gesammtumriss an. In solchen Fällen pflegen die einzelnen Blüthen kleiner zu sein, und nicht selten vereinigen sich ihrer Hunderte zu einem dichtgedrängten System, in welchem die einzelnen Blüthen eine verschiedene, aber harmonische Ausbildung erfahren, so dass das Ganze oft den Gesammteindruck einer einzelnen Blume nachahmt; so z. B. bei den Compositen, Scabiosen, Viburnum, manchen Umbelliferen u. a.

Zu einem klaren Verständniss der oft höchst sonderbaren Formen der Blüthenstände gelangt man nur dann, wenn man die rein morphologischen Verhältnisse der Verzweigung von den physiologischen und rein äusserlichen Eigenschaften derselben vollständig trennt. Schwierigkeiten in der Sache selbst entstehen nur selten, desto schwieriger ist es aber oft, die hergebrachte Nomenclatur mit dem was man sieht in Einklang zu bringen. Lassen wir einstweilen alle übrigen Rücksichten beiseite und betrachten ausschliesslich die Verzweigungsverhältnisse nach den im § 21 schon dargestellten Principien, so ist zunächst zu beachten, dass jeder Blüthenstand seine Entstehung der normalen Endverzweigung fortwachsender Axen verdankt; die Endverzweigung ist aber bei den Phanerogamen immer axillär und monopodial, d. h. der ersten Anlage nach steht jeder Spross in der Blattaxel des Muttersprosses und ist anfänglich schwächer, kann aber später stärker als dieser fortwachsen; mit anderen Worten, das Verzweigungssystem, welches eine Inflorescenz bildet, geht aus axillär seitlichen Sprossungen hervor; bei weiterer Ausbildung der einzelnen Sprosse kann nun jedesmal der Mutterspross sich stärker entwickeln als der Seitenspross (monopodiale Ausbildung) oder es bildet sich der Seitenspross stärker fort, als der ihn erzeugende Mutterspross oberhalb seiner Insertion[1]; alsdann entsteht ein sympodiales System. Die Inflorescenzen zerfallen demnach in zwei Hauptabtheilungen: in monopodiale und in sympodiale Blüthenstände.

Ob man es in einem gegebenen Fall mit einem monopodialen oder einem sympodialen System zu thun habe, ist aber hier gewöhnlich (nicht immer) leicht zu entscheiden, da die Stellung der Stützblätter, wenn diese entwickelt sind, sofort zeigt, welcher Spross der erzeugende Hauptspross und welcher der erzeugte Seitenspross (Axelspross) ist. Es kommt wesentlich nur darauf an, zu entscheiden, ob der Axelspross oder der ihn erzeugende Mutterspross oberhalb der Insertion sich stärker entwickelt hat. Es leuchtet aber auch ein, dass eine scharfe Grenze von sympodialer und monopodialer Fortbildung des Verzweigungs-

1) Unter stärkerer Fortbildung ist hier nicht bloss eine grössere Verlängerung, sondern auch die gesteigerte Production von Blättern und Axelsprossen zu verstehen.

systems nicht immer zu finden ist, da die Seitensprosse nicht bloss schwächer oder stärker, sondern auch dem Hauptspross gleich werden können. Demnach hat man zwischen den entschieden monopodialen und den entschieden sympodialen Inflorescenzen auch Uebergangsformen zu erwarten.[1])

A. Die monopodial entwickelten Blüthenstände kommen dadurch zu Stande, dass eine und dieselbe Axe als Hauptaxe (Spindel) des ganzen Systems fortwächst, während aus ihren meist zahlreichen Blattaxeln Seitensprosse hervortreten, die sich sämmtlich schwächer entwickeln als die Hauptaxe, d. h. vor Allem weniger seitliche Gebilde erzeugen als diese oberhalb der Insertion. Erzeugen die Zweige erster Ordnung solche von zweiter und höherer Ordnung, so kehren dieselben Verhältnisse wieder (reine monopodiale Inflorescenzen) oder es finden Uebergänge zu der sympodialen Ausbildung statt, wodurch gemischte Inflorescenzen entstehen. Man kann, an den hergebrachten Sprachgebrauch anknüpfend, zwei Hauptformen unterscheiden:

a) die ährigen Blüthenstände sind dadurch charakterisirt, dass die Hauptaxe nur Seitenaxen erster Ordnung producirt, die sämmtlich mit Blüthe endigen und keine Auszweigungen höherer Ordnung bilden; dabei kann zuweilen die Hauptaxe selbst mit Blüthe endigen (Berberis, Campanula, Menyanthes), was aber gewöhnlich nicht geschieht. Alle Seitensprosse haben nahezu gleiche Entwickelungsfähigkeit, sie bilden entweder keine oder nur unfruchtbare Vorblätter. — Nach der relativen Dicke und Länge der Hauptaxe des Blüthenstandes kann man unterscheiden:

α. ährige Blüthenstände mit verlängerter Spindel: 1) die Aehre (Spica): die Blüthen sind kurz gestielt (z. B. das sogen. Aehrchen der Gräser). Wenn sich die Spindel sehr verdickt und mit Blüthen dicht besetzt ist, so wird die Aehre Spadix genannt (Aroideen). — 2) die Traube (racemus), ihre Blüthen sind lang gestielt (z. B. Cruciferen).

β. ährige Blüthenstände mit verkürzter Spindel: 1) das Blüthenköpfchen (Capitulum): die verkürzte Spindel ist conisch oder kuchenförmig oder napfartig verbreitert und mit ungestielten Blüthen besetzt (Compositen, Dipsaceen); je nach der Form der Spindel nähert sich das Capitulum dem Spadix (Matricaria) oder dem Blüthenkuchen der Dorstenien und der Feige. — 2) die einfache Dolde (Umbellula), die verkürzte Spindel trägt langgestielte Blüthen (z. B. Hedera Helix).

b) Rispige Blüthenstände bauen sich auf aus einer rüstig fortwachsenden Hauptaxe, deren schwächer als sie bleibende Seitenaxen selbst wieder seitliche Verzweigungen bilden, die abermals Sprosse höherer Ordnung erzeugen können; dabei kann jeder Spross mit Blüthe endigen oder nur die der letzten Ordnung thun es. Die am tiefsten an der Spindel entspringenden Seitensprosse sind meist entwickelungsfähiger als die folgenden. — Man unterscheidet wieder nach der Länge der Haupt- und Seitenspindeln:

α. rispige Blüthenstände mit verlängerten Spindeln: 1) die ächte Rispe (Panicula); die Axen sind sämmtlich verlängert (z. B. Weintraube). — 2) die Axen letzter Ordnung sind kurz, d. h. die Blüthen sind sitzend und an ihren relativen Spindeln ährig (z. B. Veratrum nigrum, Spiraea Aruncus und die sogen. Aehre des Weizens).

β. rispige Blüthenstände mit verkürzten Spindeln: 1) die zusammengesetzte Dolde (Umbella), die Hauptspindel so verkürzt, dass sämmtliche nach

1) Man vergleiche das nach Röper und A. Braun entworfene System der Blüthenstände in Ascherson's Flora der Provinz Brandenburg (Berlin 1864); die consequente Durchführung des von mir eingeschlagenen Weges führt mehrfach zu erheblichen Abweichungen. Die obige Aufzählung macht auf Vollständigkeit keinen Anspruch, es soll nur das Princip der Eintheilung an den wichtigsten und am leichtesten verständlichen Formen klar gemacht werden.

allen Richtungen ausstrahlende Seitenspindeln aus einem Punct zu entspringen scheinen, jede Seitenspindel bildet ein langes Glied und trägt am Ende eine einfache Dolde (so bei den meisten Umbelliferen). Die Dolden bilden Uebergänge von den rispigen zu den sympodialen Blüthenständen.

B. Die sympodialen Blüthenstände (cymöse Inflorescenzen): aus den Axeln der unmittelbar unter der Blüthe stehenden Blätter, der Vorblätter, subfloralen Blätter treten Seitensprosse hervor, die sich stärker entwickeln, als der über ihrer Insertion liegende Theil des Muttersprosses, der selbst immer mit Blüthe endigt; jeder Seitenspross schliesst mit Blüthe, nachdem er einige Vorblätter erzeugt hat, aus deren Axeln wieder ähnlich aufgebaute Sprosse hervortreten. Sehr häufig sind mit der sympodialen Ausbildung der Sprosssysteme Verschiebungen verbunden, entweder longitudinal (Datura) oder seitlich (Cerinthe); zumal dann, wenn eine kräftige Scheinaxe sich bildet, können diese Verschiebungen dazu beitragen, den wahren Aufbau des Blüthenstandes schwer verständlich zu machen. — Man kann zwei Hauptformen unterscheiden:

a) sympodiale (cymöse) Blüthenstände ohne eine Scheinaxe: an jeder Mutteraxe der Inflorescenz entwickeln sich zwei oder mehr subflorale geförderte Sprosse, welche die Blüthe des Muttersprosses überragen und aus ihren subfloralen Blattaxeln sich wieder in ähnlicher Weise verzweigen.

α. Die Anthela: an jeder Axe der Inflorescenz entwickeln sich subflorale Sprosse in unbestimmter Zahl; die geförderten überragenden Seitensprosse entwickeln sich so, dass kein bestimmter Gesammtumriss der ganzen Inflorescenz zu Stande kommt; so bei Juncus lamprocarpus, tenuis, alpinus, Gerardi, Luzula nemorosa[1]) u. a. Die Anthela dieser Gattungen, sowie von Scirpus und Cyperus zeigt zahlreiche verschiedene Uebergangsformen zur Rispe und selbst zur Aehre, anderseits aber auch zur Bildung cymöser Inflorescenzen mit Scheinaxe (so z. B. Juncus bufonius). Zur Anthela rechne ich auch die Inflorescenz von Spiraea Ulmaria.

β. Die cymöse Dolde: es sind drei oder mehr subflorale Blätter in einem Quirl (Scheinquirl) vorhanden, aus deren Axeln ebenso viele gleichstarke und geförderte Sprosse entspringen, die ihrerseits wieder drei oder mehr quirlig gestellte geförderte Axelsprosse bilden u. s. w. Das ganze System ähnelt einer zusammengesetzten Dolde im Habitus: ein klares Beispiel bietet Euphorbia helioscopia und Periploca graeca, wo aber die ersten Auszweigungen der Inflorescenz schon in Dichasien übergehen.

γ. Das Dichasium: jeder Spross der Inflorescenz bildet zwei opponirte oder doch genäherte subflorale Blätter, aus deren Axeln die gleichstarken, geförderten Seitensprosse hervortreten; wenn die Blüthe des Muttersprosses abfällt, so gewähren die beiden subfloralen Seitensprosse den Anschein einer Gabelung. Ist die Blattstellung spiralig, so pflegt der eine Seitenspross mit der Mutteraxe homodrom, der andere antidrom zu sein. Diese Form ist sehr häufig, z. B. bei den Silenen; zuweilen ist der Blüthenstand in seinen ersten Sprossgenerationen eine Rispe und erst die letzten Auszweigungen werden Dichasien; bei vielen Compositen, z. B. den Silphien sind die Blüthenköpfe Terminalgebilde eines dichasialen Verzweigungssystems. Bei Clematis integrifolia endigt der belaubte Hauptspross mit Blüthe, aus dem subfloralen Laubblattpaar entspringen in dichasialer Art zwei Laubsprosse, die ihrerseits erst mehrere Laubblattpaare bilden, bevor sie mit Blüthe abschliessen; aus den opponirten Laubaxeln treten schwache Blüthensprosse mit Vorblättern hervor: eine seltene Mischung des Dichasiums mit der traubigen Ausbildung der Seitenzweige erster Ordnung.

b. Sympodiale (cymöse) Inflorescenzen mit Bildung einer Scheinaxe: es wird an jedem mit Blüthe schliessenden Spross der Inflorescenz immer nur ein subflo-

[1]) Nach den Darstellungen Buchenau's in Jahrb. f. wiss. Bot. V. Tafel 28—30.

raler Seitenspross aus der Axel eines Vorblattes entwickelt und dieses Verhalten wiederholt sich durch mehrere Sprossgenerationen; unterhalb des Ursprungs des Axelsprosses bildet sich jeder Spross so aus, dass sämmtliche Basalstücke verschiedener Generationen mehr oder minder in einer Flucht liegen und so eine gerade, gekrümmte oder knieförmig hin und her gebogene Scheinaxe darstellen. Ist die Scheinaxe deutlich ausgebildet, so ähnelt das System einer Aehre oder Traube; aber der Umstand, dass die scheinbar seitlichen Blüthen den Blättern scheinbar opponirt sind, zeigt sofort, dass die Spindel eine Scheinaxe ist (Helianthemum, Sedum); zuweilen sind die subfloralen Blätter, aus deren Axeln die Inflorescenz sich fortbaut, nicht entwickelt, wie bei Borrago, oder verschoben, wie bei Cerinthe. Die Scheinaxe derartiger Blüthenstände ist gewöhnlich vorn spiralig eingerollt und wird von hinten nach vorn (unten nach oben) fortschreitend gerade.

Wenn in einer cymösen (sympodialen) Inflorescenz immer nur ein subfloraler Seitenspross an jedem Muttterspross sich entwickelt und die Blattstellung ist spiralig, so nennen neuere Morphologen das Axensystem einen Wickel (Cicinnus), wenn jeder das System weiter bauende Seitenspross mit seinem Muttterspross antidrom ist (manche Caryophylleen, Borragineen); als Schraubel (Bostryx) bezeichnen sie das System, wenn nur homodrome Sprosse zur Entwickelung kommen (manche Caryophylleen).

Wie schon aus dem bisher Gesagten folgt, können innerhalb einer aus zahlreichen Sprossen aufgebauten Inflorescenz nicht nur verschiedene monopodiale oder verschiedene sympodiale Formen sich entwickeln, sondern auch Formen beider Abtheilungen können innerhalb eines Blüthenstandes sich mischen (gemischte Inflorescenzen).

Die ältere Nomenclatur hat noch eine lange Reihe von Namen für Blüthenstände, die aber nur den Habitus des ganzen Systems, ohne Rücksicht auf das allgemeine Entwickelungsgesetz der phanerogamen Verzweigung, betreffen, daher ohne wissenschaftlichen Werth sind.

4) Die Fibrovasalstränge[1]) der Phanerogamen zeigen die hervorragende Eigenthümlichkeit, dass (mit wenigen Ausnahmen: Hydrilleen, Hippuris, Myriophyllum) jeder in ein Blatt ausbiegende Strang nur der obere Schenkel eines abwärts in den Stamm verlaufenden Stranges ist: mit anderen Worten, es sind gemeinsame Stränge vorhanden, deren jeder einen aufsteigenden, in's Blatt ausbiegenden, und einen absteigenden, im Stamm verlaufenden Schenkel hat; der letztere wird nach Hanstein Blattspurstrang genannt. In den einfachsten Fällen (z. B. bei den meisten Coniferen) biegt nur ein Strang in jedes Blatt aus, ist aber die Insertion des Blattes breit, oder dieses überhaupt gross und kräftig entwickelt, so treten mehrere bis viele Stränge aus dem Stamm in das Blatt hinüber, wo sie sich, wenn dieses breit ist, verzweigen; man hat daher einsträngige und mehrsträngige Blattspuren. — Die Blattspurstränge sind meist an der Stelle, wo sie aus dem Stamm in's Blatt übergehen (am Bogen) dicker als in ihrem tieferen Verlauf; jeder Blattspurstrang kann entweder nur durch ein Internodium abwärts verlaufen, oder es durchsetzt deren mehrere, ein Internodium, über welchem mehrere Blätter stehen, hat dann in sich die unteren Theile von Strängen, die oben in verschieden hohe, verschieden alte Blätter ausbiegen. — Der absteigende Blattspurstrang endigt unten nur selten frei, gewöhnlich legt er sich seitlich an den mittleren oder oberen Theil eines tieferen (älteren) Blattspurstranges an: es kann diess dadurch geschehen, dass der Strang sich unten in zwei Schenkel spaltet, die mit den tieferen Strängen anastomosiren, oder die von oben herabkommenden dünnen Strangenden schieben sich zwischen die oberen Theile der Blattspuren älterer Blätter ein, oder jeder Strang macht eine

1) H. v. Mohl: Ueber den Bau des Palmenstammes und Cycadeenstammes in dessen Vermischten Schriften 129 und 195. — Johannes Hanstein: Ueber gürtelförmige Gefässstrangverbindungen (Abhandl. d. Berliner Akademie 1857 und 1858). — Nägeli: in dessen Beiträgen zur wiss. Bot. Leipzig I. Heft. 1858.

tangential schiefe Biegung nach rechts oder links und legt sich endlich an einen tieferen Strang an. Auf diese Weise werden die ursprünglich isolirten Blattpuren im Stamm in ein zusammenhängendes System vereinigt, welches bei hinreichender Ausbildung den Eindruck machen kann, als ob es durch Verzweigung entstanden wäre, während es thatsächlich aus einzelnen Stücken nachträglich verschmilzt.

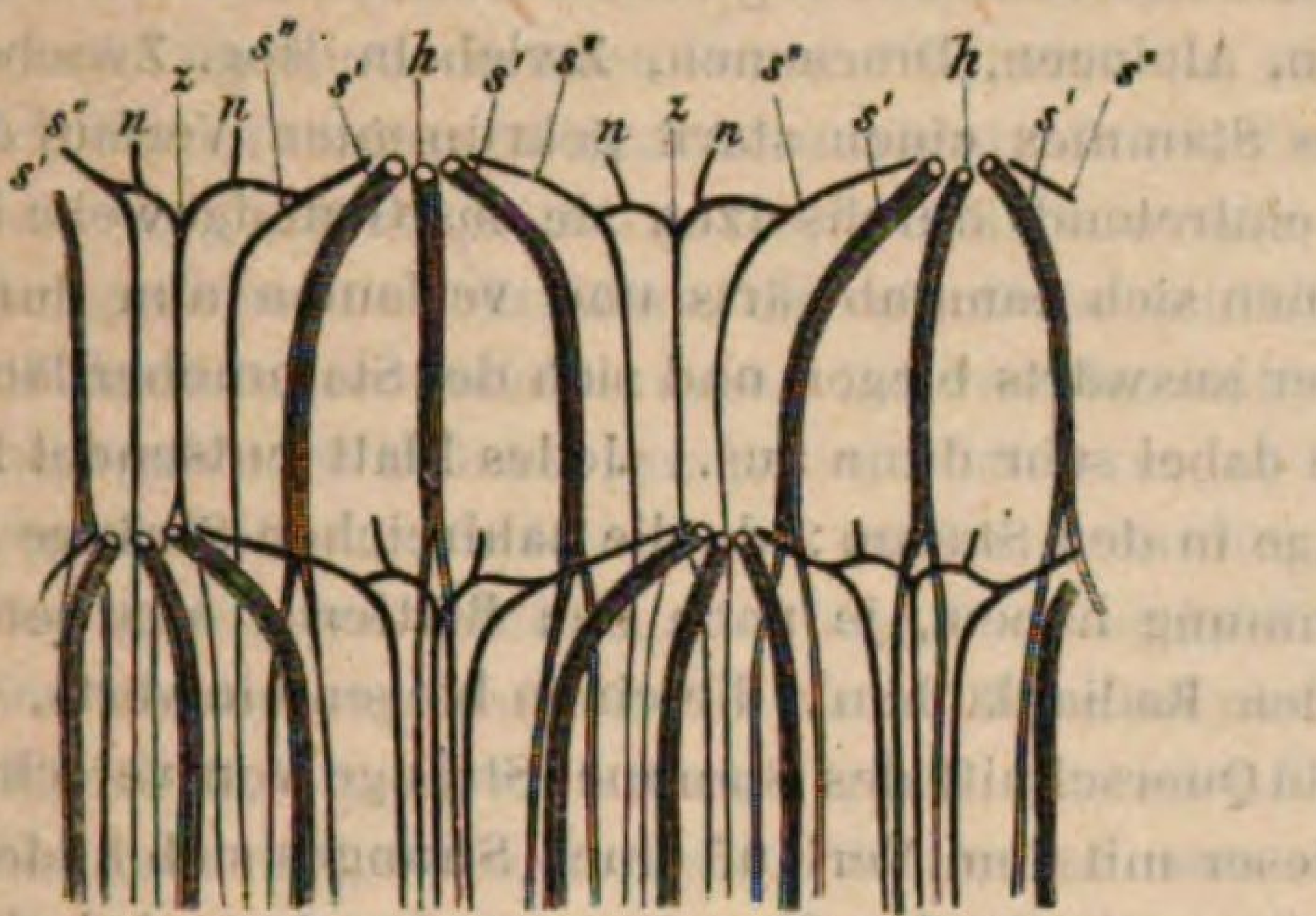


Fig. 300. Sambucus Ebulum: die Blattspurstränge in zwei Internodien; sie liegen in einer Cylinderfläche, die hier auf eine Ebene ausgebreitet ist; jedes Internodium trägt zwei opponirte Blätter, jedes Blatt empfängt aus dem Stamme je einen mittleren Strang *h h* und je zwei starke seitliche Stränge *s' s'*; die absteigenden Stränge spalten sich unten und ihre Schenkel treten in die Zwischenräume der tieferen Stränge ein. Ausserdem sind dünnere Stränge *s'' s''* vorhanden, die durch horizontale Zweige verbunden sind, aus diesen steigen Stränge *n n* in die Nebenblätter auf. (Nach Hanstein).

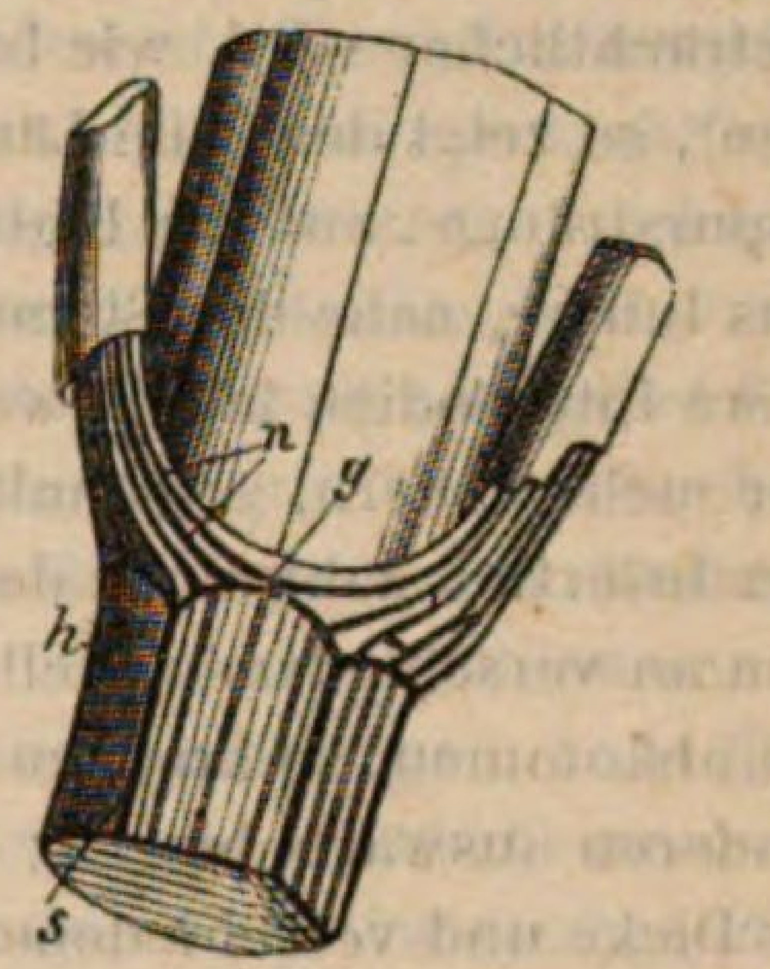


Fig. 301. Dahlia variabilis, Stücke zweier Internodien mit den Stielen eines Paares opponirter Blätter; diese und das untere Internodium sind so weit abgeschält, dass man die in einer Cylinderzone liegenden Stränge sieht; die dicken schwarzen Striche sind die Stränge, welche in die hier sichtbaren Blätter ausbiegen und gürtelförmig verbunden sind (*g*), die helleren Linien zwischen diesen sind die unteren Theile der von oben herabkommenden Spurstränge. (nach Hanstein).

Ausser den Blattspuren oder absteigenden Schenkeln der gemeinsamen Stränge können im Stamm der Phanerogamen aber auch noch andere Stränge auftreten; zunächst werden häufig an den Insertionsquerschnitten der Blätter (Knoten des Stammes) durch horizontal laufende Stränge Netze (wie bei den Gräsern) oder gürtelförmige Verbindungen (wie bei den Rubiaceen, Sambucus nach Hanstein) hergestellt. Ferner können im Stamm längsläufige Stränge sich differenziren, die mit den Blättern nichts zu thun haben, und die Entstehung dieser stammeignen Stränge kann eine sehr verschiedene sein: entweder sie entstehen frühzeitig im Urmeristem des Stammes unmittelbar nach den Blattspuren im Mark (Begonien Piperaceen, Cycadeen) oder sie werden erst viel später bei fortgesetztem Dickenwachsthum des Stammes im Umfang desselben, ausserhalb der Blattspurstränge erzeugt, wie bei den Menispermaceen, Aloineen, Dracaenen.

Das weitere Verhalten der Blattspurstränge ist nun bei den Monocotylen einerseits und den Gymnospermen und Dicotylen anderseits verschieden; zwar finden sich zwischen beiden Typen zahlreiche Uebergänge, es wird aber hier einstweilen genügen, die allgemeinen typischen Verhältnisse in beiden Gruppen kurz zu charakterisiren.

Bei den Monocotylen sind die gemeinsamen Stränge in ihrem ganzen Verlauf geschlossen; ihr Procambium wird bald zur Bildung von Xylem und Phloëm ganz verbraucht, ein fortbildungsfähiges Cambium wird nicht gebildet (p. 92 ff.); ist ein Strang einmal ausgebildet, so ist er eines Dickenwachsthums nicht mehr fähig. Jeder Strang ist von Grundgewebe (hier Parenchym) umgeben, sie verlaufen isolirt, mit Ausnahme ihrer unteren Enden, wo sie sich an andere Stränge anlegen. Ein nachträgliches Dickenwachsthum älterer Stammtheile findet bei den meisten Monocotylen nicht statt, wo es aber, wie bei den Aloineen und Dracaenen eintritt, [1]) da geschieht es nicht durch Dickenwachsthum der Blattspuren, sondern

1) Millardet: in Extrait des Mém. de la Société imp. des sc. nat. de Cherbourg, T. XI 1865.

es werden wiederholt neue geschlossene Stränge im Umfang des Stammes, auswärts von den Blattspuren gebildet: ein im Umkreis der Blattspuren unter der Rinde des Stammes liegender Meristemmantel erzeugt immerfort neues Grundgewebe und in diesem eingelagert immer neue geschlossene Fibrovasalstränge, die von aussen gesehen (auf der Tangentialfläche) hin und hergebogen sind und vielfach anastomosiren (vergl. Fig. 90 p. 104). — Wenn die Internodien des Monocotylenstammes kurz bleiben und sein Umfang schon innerhalb der Knospe ein beträchtlicher wird, wie bei den Palmen, Aloineen, Dracaenen, Zwiebeln (sog. Zwiebelkuchen), so zeigt der axile Längsschnitt des Stammes einen stark gekrümmten Verlauf der Blattspurstränge: aus der Blattbasis in ihn eintretend, durchsetzen sie das Grundgewebe bis tief ins Innere, nahe der Stammaxe, krümmen sich dann abwärts und verlaufen nun durch mehrere Internodien hinab, wobei sie wieder auswärts biegen und sich der Stammoberfläche immer mehr nähern, gewöhnlich laufen sie dabei sehr dünn aus. Jedes Blatt entsendet bei breiter Insertion zahlreiche derartige Stränge in den Stamm; da die zahlreichen Stränge im Stamm an verschiedenen Stellen ihre Krümmung haben, je nach den Blättern, aus denen sie herabkommen, so kreuzen sie sich in den Radialflächen', die einen biegen einwärts, wo die anderen auswärts biegen; dabei zeigt ein Querschnitt des Stammes Stränge von verschiedener Dicke und verschiedenem Bau, da dieser mit dem Verlauf eines Stranges sich ändert. Die Querschnitte der Stränge sind auf dem Querschnitt des Stammes zerstreut. — Aehnlich verhält es sich auch bei den meisten übrigen Monocotylen innerhalb der Knospe; wenn der Stamm aber unterhalb der Knospe eine beträchtliche Streckung erfährt, wie bei den Gräsern, zumal auch bei Zea Mais, so ist der gekrümmte, sich kreuzende Verlauf der Stränge nicht mehr zu erkennen, sie scheinen parallel neben einander hinabzulaufen.

Auch bei den Dicotylen und Gymnospermen wollen wir hier nur das gewöhnliche Verhalten der Blattspurstränge im Stamm (den sog. Dicotylentypus) ins Auge fassen. (Weiteres über die verschiedenen Abweichungen von diesen vergl. bei der Classe Dicotylen unten). — Die gemeinsamen Stränge sind hier an ihrem im Blatt verlaufenden Schenkel entweder wirklich geschlossen (Cycas u. a.) oder doch einer anhaltenden Verdickung durch ein echtes Cambium nicht fähig; wenigstens die letzten Verzweigungen der Stränge in der Lamina verhalten sich wie geschlossene Stränge. Der in den Stamm hinabsteigende Schenkel, der Blattspurstrang dagegen ist gewöhnlich ein offener, d. h. es bleibt zwischen seinem Phloëm- und Xylemtheil eine fortbildungsfähige echte Cambiumschicht (vergl. p. 105) übrig, die nach aussen hin immerfort neues Phloëm, nach innen hin Xylem erzeugt, wodurch der ganze Cambiumstrang in radialer Richtung in die Dicke wächst. — Die aus den Blättern in den Stamm abwärts eintretenden Stränge dringen nicht tief in diesen ein, sie wenden sich sofort abwärts und laufen parallel der Stammoberfläche hinab. Sämmtliche durch den Stamm so hinablaufenden Blattspurstränge bleiben von dessen Oberfläche gleichweit entfernt, d. h. auf dem Querschnitt findet man sie in einen Kreis gestellt oder besser, alle Blattspuren liegen in einem Cylindermantel des Stammes, durch den das Grundgewebe desselben in eine peripherische Schicht, die primäre Rinde und eine innere centrale Masse, das Mark, geschieden wird. Da aber die Blattspurstränge anfangs isolirt sind, so findet sich im jungen Stammtheil zwischen je zwei Strängen noch eine radial gestellte Lamelle von Grundgewebe, die man als Markverbindungen (oder primäre Markstrahlen) bezeichnen kann. [1]) Hört nun das Dickenwachsthum des Stammes bald auf, so bleiben die Verhältnisse gewöhnlich in diesem Zustand; findet aber ein nachträgliches Dickenwachsthum statt, wie bei allen Coniferen und den meisten Dicotylenstämmen, so wird gewöhnlich zunächst ein geschlossener Cambiummantel gebildet, indem die Zellen der Markverbindungen, welche zwischen den Cam-

1) Wenn in einen Blattstiel mehrere Stränge eintreten, so bleiben sie für gewöhnlich durch Grundgewebe weit getrennt; zuweilen aber, wie bei Ficus Carica ordnen sich die Stränge im Querschnitt des Blattstiels in einen Kreis und bilden einen geschlossenen Hohlcylinder, der das Grundgewebe des Blattstiels in Mark und Rinde scheidet; im Mark des Blattstiels verlaufen bei der Feige sogar noch vereinzelte Bündel, wie in manchen Dicotylenstämmen.

biumschichten je zweier Stränge liegen, ebenfalls Cambium erzeugen; so werden die Zwischenräume der Cambiumschicht überbrückt, die einzelnen in den Strängen liegenden Cambiumstücke (durch Interfascicularcambium, Sanio) zu einem geschlossenen Cylindermantel verbunden (vergl. Fig. 91 p. 104 und Fig. 84 p. 93). Indem nun der so entstandene Cambiumring (im Querschnitt) nach aussen hin Phloëm, nach innen Xylem bildet, entsteht ein hohlcylindrischer Holzkörper, umgeben (ausserhalb des Cambiums) von dem, was man die secundäre Rinde nennen kann, die ihrerseits aus den verschiedenen Geweben besteht, die der Cambiumring nach aussen bildet. Der Holzcylinder älterer Axentheile besteht nun also aus vereinzelten primären Xylembündeln, die den Blattspuren angehören; in ihnen sind Ringgefässe und abrollbare Spiralgefässe enthalten; da sie zuerst entstanden sind, so haben sie das Längenwachsthum der Internodien mitgemacht, sie sind daher die längsten Elementarorgane des Holzkörpers; diese der Axe des Stammes nächsten, am tiefsten in das Mark vorgeschobenen Xylembündel bilden zusammen die sogen. Markkrone oder Markscheide. Der später sich schliessende Cambiumring bildet nun ferner den weiter nach aussen liegenden secundären Theil des Xylems, der also zum Theil den Blattspursträngen, zum Theil den Ueberbrückungen zwischen diesen angehört.[1]) Bei starkem Dickenwachsthum verwischt sich jedoch die Grenze bald, der ganze secundäre, oft Jahrhunderte fortwachsende Holzkörper erscheint dann als eine einheitliche Masse, deren Ursprung aus einzelnen Bündeln dann nicht mehr zu erkennen ist. Da die Ueberbrückung der Markverbindungen, die Herstellung eines geschlossenen Cambiumringes erst später eintritt, so fällt die Bildung der neuen Holzelemente in eine Zeit, wo kein Längenwachsthum der Internodien mehr stattfindet. Die Zellen sind daher kürzer als in der Markscheide; auch werden in dem secundären Holz keine Ring- und Schraubengefässe mehr erzeugt, sondern entweder nur Tracheiden (Cycadeen, Coniferen) oder ein Gemenge von verschiedenen Holzzellen mit getüpfelten Gefässen, deren Glieder kurz und querabgestutzt sind (Laubhölzer u. s. w.).

Aehnliche Unterschiede machen sich auf der Aussenseite des Cambiums geltend; die am meisten nach aussen liegenden, zuerst von den Blattspursträngen erzeugten Bastzellen, während des Längenwachsthums des Organs gebildet, sind die längsten; sie sind in einzelnen Bündeln vorhanden, am meisten nach aussen vorgeschoben (Nägeli's Rindenscheide); die secundäre Rinde, aus dem später geschlossenen Cambiumring erzeugt, besteht aus kürzeren Elementen, liegt weiter nach innen und erzeugt oft keine echten Bastzellen mehr; doch sind die Zellformen hier sehr verschieden; ausser fibrösen Elementen wird in der secundären Rinde auch meist reichlich chlorophyllhaltiges Parenchym gebildet.

Die jüngsten secundären Holz- und secundären Rindenschichten liegen selbstverständlich bei dieser Entwickelung immer zunächst auf der Innen- resp. der Aussenseite des Cambiumringes; die Holzschichten sind um so älter je weiter nach innen, die Rindenschichten um so älter je weiter nach aussen sie liegen.

Das Dickenwachsthum der Wurzeln weicht nun anfangs von dem der Stämme ab; sobald sich aber ein geschlossener Cambiumring gebildet hat, sind die Verhältnisse der Hauptsache nach dieselben wie bei den Stämmen, und auf p. 138 und 139 schon im Wesentlichen erläutert.

In Folge des Dickenwachsthums wird der Umfang des Stammes vergrössert; gewöhnlich wächst die Epidermis nur anfangs hinreichend fort (zuweilen auch sehr lange, bei Viscum viele Jahre, bei Helianthus folgt sie dem enorm raschen Dickenwachsthum des Stammes p. 106), um später durch Korkbildung ersetzt zu werden. Diese ist entweder blosse Peridermbildung oder es treten Korklamellen im Innern der primären, später auch der secundären Rindenschichten auf und er wird somit Borke erzeugt. Die secundäre Rinde, die innen aus

1) Man denke sich in Fig. 84 p. 93 das Cambium *c* und das Interfascicularcambium *cb* in eine continuirliche Holzschicht mit Gefässen verwandelt, wie es am ältern Stamm von Ricinus wirklich eintritt, so ist diess das secundäre Holz, während das Bündel *ttt* dem primären angehört.

dem Cambium immerfort neu entsteht, wird aussen zur Borkebildung verwendet, wobei sie abstirbt. Eher oder später wird so der Stamm nicht nur seiner Epidermis, sondern auch seiner primären Rinde und seiner äusseren secundären Rindeschichten beraubt; da nun die secundäre Rinde aus dem Cambium entsteht, so sind an älteren Holzstämmen und Holzwurzeln, mit Ausschluss des dünnen abgestorbenen Markes schliesslich alle Gewebe nur Producte des Cambiums (Wurzel und Stamm besteht dann nach Nägeli's Nomenclatur ganz aus Epenchym. Vergl. p. 87.).

Wir müssen nun noch einmal auf die Vorgänge im secundären Holz und in der secundären Rinde zurückgehen.

Wenn die einzelnen Fibrovasalstränge oder die durch Interfascicularcambium zu einem Hohlcylinder zusammengeschmolzenen Stränge radial sich verdicken, so nimmt die Cambiumschicht auch an Umfang zu, die jüngeren weiter nach aussen liegenden Holzschichten, sowie die jüngeren weiter nach innen gelegenen secundären Phloëmschichten werden dem entsprechend breiter; der Querschnitt des einzelnen Fibrovasalstranges zeigt einen innen schmalen am Umfang breiten Holzkörper und einen aussen schmalen, innen breiten Phloëmtheil; letzterer tritt zumal dann sehr deutlich hervor, wenn lange Zeit hindurch auf der Aussenseite des Cambiums echter Bast erzeugt wird, wie bei der Linde, Hedera, Helianthus annuus u. a. Während nun so das Cambium einen immer grösseren Umfang gewinnt, also immer umfangreichere Holz- und Phloëmschichten bildet, tritt eine longitudinale Zerklüftung derselben ein; an einzelnen Stellen nämlich hört das Cambium auf faserige axil gestreckte Elemente zu bilden, es erzeugt vielmehr horizontal, d. h. radial zur Stammaxe querliegende Zellen, welche in radialen Reihen angeordnet sind: auf dem Querschnitt des Stammes erscheint nun der aus dem Cambium entstandene Gewebekörper, der vorwiegend aus axil gestreckten Elementen besteht, durch diese radialen Reihen quergestreckter Zellen wie gefächert; je dicker der Holzkörper wird, jemehr die Cambiumschicht an Umfang gewinnt, desto mehr derartige Radialreihen treten zwischen den schon vorhandenen anf; so weit sie innerhalb des secundären Holzes (also rechtwinkelig zu dessen Schichten) verlaufen, können sie (nach Nägeli) am besten als Holzstrahlen oder Xylemstrahlen, so weit sie in der secundären Rinde oder im Phloëm liegen, als Rindestrahlen, Phloëmstrahlen bezeichnet werden. Die Xylemstrahlen setzen sich gewöhnlich ohne Unterbrechung in die Phloëmstrahlen fort. Ist das Xylem stark verholzt, wie bei den meisten Bäumen, so verholzen auch seine Strahlen; die Phloëmstrahlen bleiben gewöhnlich auch in diesem Falle zarter und parenchymatisch. Sehr häufig besteht der einzelne Strahl auf dem Querschnitt nur aus einer Radialreihe, doch nicht selten auch aus zwei oder mehr Reihen. Im radialen Längsschnitt des Stammes sieht man die Strahlen von der Seite (vgl. Fig. 25 *st.* p. 26); man erkennt dann, dass sie aus mehr oder minder hohen Gewebeplatten bestehen; bei der Vermoderung der Buchenstämme widerstehen dieselben der Zerstörung viel länger als das Holz und kommen dann vollständig zur Anschauung. Auf dem Tangentialschnitt des Holzkörpers erscheinen dickere Xylemstrahlen wie zweischneidige dünne in das Holz eingetriebene Keile; in manchen Fällen bleiben die Xylemstrahlen zart und werden durch Fäulniss leicht zerstört, es bleibt dann nur das eigentliche Holzgerüste übrig, dessen longitudinale, fasrige Elemente den Strahlen seitlich ausweichen, ober- und unterhalb derselben sich wieder zusammenlegen, Verhältnisse, die an alten ausgefaulten Stammstücken von Brassica oleracea, sowie an Tangentialschnitten durch das frische Holz von Cycadeen leicht zu erkennen sind. Die Strahlen wachsen im Cambiumring ebenso wie die anderen Theile des Xylems und Phloëms fort, ihre Mutterzellen liegen gleich denen aller übrigen Epenchymmassen im Cambiumring, nur sind es nicht, wie diese longitudinal, sondern meist radial gestreckte Cambiumzellen (die Nägeli als Strahlenmeristem bezeichnet).

Mit der Art und Weise des Dickenwachsthums hängt, wie Nägeli gezeigt hat[1]), die An-

1) Nägeli: Dickenwachsthum des Stengels und Anordnung der Gefässstränge bei den Sapindaceen, München, 1864.

ordnung der Zellen in radialen und tangentialen Reihen im Stamme der Gymnospermen und Angiospermen zusammen. Die aus dem Urmeristem unmittelbar entstandenen Rinden- und Markzellen zeigen im Allgemeinen keine derartige Reihenanordnung. Auch das primäre Xylem und Phloëm der Stränge lässt die im secundären, aus dem Cambium hervorgehenden Gewebe, gewöhnlichen Radial- und Tangentialreihen auf dem Querschnitt noch nicht wahrnehmen. Nägeli zeigte nun, dass die aus dem Cambium entstehenden Elemente erst dann in Reihen sich ordnen, wenn das innerhalb vom Cambiumring liegende Gewebe (Mark) sich nicht mehr in radialer Richtung ausdehnt. Jemehr das Cambium durch Ausdehnung der von ihm umschlossenen Gewebe zu einem raschen Wachsthum in tangentialer Richtung genöthigt wird, desto häufiger theilen sich seine Zellen durch radiale Wände, desto rascher mehrt sich nach aussen hin die Zahl der Radialreihen des Holzkörpers, so dass die einzelne Radialreihe nicht zur Geltung kommt. Je grösser der Umfang des Cambiums bereits ist, je weniger es von innen her gedrängt wird, desto seltener brauchen in ihm Radialtheilungen aufzutreten, destomehr bleibt die Zahl der vorhandenen Radialreihen eine beständige und destomehr kommen diese zur Geltung. Diese hier nur flüchtig angedeuteten Verhältnisse bringen es mit sich, dass die Holzzellen im Allgemeinen deutlichere Radialreihen in den äusseren, die secundären Rindenzellen aber in den inneren Schichten zeigen. — Die Rindenparenchymzellen, zumal die der primären Rinde werden, wenn das Dickenwachsthum im Cambium lebhaft ist, rasch nach aussen gedrängt, sie erfahren eine Ausdehnung in tangentialer Richtung und theilen sich daher wiederholt durch radiale Wände, aber nicht durch tangentiale; auf diese Weise kommt in dem anfänglich ungeordneten Gewebe die Bildung peripherischer Reihen zu Stande (Fig. 93. p. 106). — Die angedeuteten Ursachen gelten natürlich auch für die Bildung radialer und tangentialer Reihen im Kork, zumal bei der andauernden Peridermbildung; es leuchtet zugleich ein, dass die bereits eingetretene Reihenanordnung in Rinde, Phloëm und Kork durch das Dickenwachsthum des Holzkörpers wieder gestört werden kann, während die einmal gewonnene Anordnung der Holzzellen fortbesteht.

Wenn das Dickenwachsthum des Stammes periodisch erlischt und wieder mit der neuen Vegetationsperiode neu auflebt, wie bei unsern Holzpflanzen, so wird in jeder Vegetationsperiode eine Holzschicht (meist auch eine secundäre Rindenschicht) gebildet, die sich von der des vorigen und des folgenden Jahres scharf abgrenzt und J a h r e s r i n g des Holzes genannt wird. Gewöhnlich sind die Jahresringe mit blossem Auge sehr deutlich zu erkennen, weil die im Beginn jeder Vegetationsperiode gebildete Holzmasse ein anderes Aussehen hat (lockerer, bei Laubhölzern meist gefässreicher ist) als die im Herbst gebildete (dichtere). Das Frühjahrsholz besteht aus weiteren Zellen als das Herbstholz, besonders ist der radiale Durchmesser der im Frühjahr gebildeten Zellen grösser als derer des Herbstes; die letzteren erscheinen von innen nach aussen zusammengedrückt und tangential breit; ihre Lumina sind kleiner, ihre Wandungsmasse also bei gleichem Querschnitt mehr vorwiegend, ein gegebenes Volumen von Herbstholz also dichter als ein gleiches Volumen Frühjahrsholz. Die Ursache dieser Verschiedenheit ist bisher nicht bekannt, ich vermuthe jedoch, dass sie einfach auf dem veränderlichen Druck beruht, den das Cambium und Holz von der umgebenden Rinde erfährt; dieser Druck ist im Frühjahr geringer und steigert sich bis zum Herbst immer mehr; ich habe dafür keine directen Messungen, schliesse es aber daraus, dass die Längsrisse der Borke im Februar und März sich erweitern, wie man deutlich an Quercus, Acer, Populus, Juglans u. a. sieht; worauf diess beruht, will ich hier nicht erörtern, aber jedenfalls wird die Borke, deren Längsrisse im Winter sich erweitert haben, im Frühjahr einen geringeren Druck auf das Cambium üben, die Holzzellen können sich also radial leichter ausdehnen; durch die Verdickung des Holzringes einerseits, durch die Austrocknung der Borke im Sommer andererseits, muss der Druck, den sie auf das Cambium übt, immerfort steigen und das radiale Wachsthum der jungen Herbstholzzellen beeinträchtigen. Weitere Untersuchungen, die ich mir vorbehalte, werden zeigen, ob meine Theorie richtig ist.

Abtheilung *A* der Phanerogamen.

Classe 12.

Die Gymnospermen [1]).

Diese Classe umfasst die drei Ordnungen der Cycadeen, Coniferen und Gnetaceen, deren äussere Gliederung sehr verschieden ist; die Stellung der ersten Keimblätter, die meist kräftige Entwickelung der ersten Wurzel (Hauptwurzel), den Verlauf der Fibrovasalstränge und deren durch ein echtes Cambium vermitteltes Dickenwachsthum, so wie manche andere Eigenschaften von relativ untergeordnetem Werth haben sie mit den meisten Dicotylen gemein. Viel wichtigere morphologische Beziehungen offenbaren sich aber in dem Zusammentreffen dreier Merkmale, die einerseits allen übrigen Samenpflanzen fehlen, und durch welche anderseits die Gymnospermen den Uebergang von den höchstentwickelten Kryptogamen zu den Angiospermen vermitteln; es sind diess 1) die Zellenbildungen im reifen Pollenkorn, 2) die nackten Samenknospen und 3) die Entstehung des Endosperms sammt den Corpusculis vor der Befruchtung; Merkmale, die allen Gymnospermen gemeinsam und ihnen allein eigenthümlich sind.

1) Der Pollen der Gymnospermen zeigt zweierlei Zellbildungen; zunächst entstehen nach der Reife und vor dem Verstäuben durch Theilung zwei oder mehr Zellen in einem Pollenkorn, von denen die eine später zum Pollenschlauch auswächst; diess ist nach Schacht allen Gymnospermen (auch den Cycadeen und Gnetaceen, unter diesen bei Ephedra untersucht) gemeinsam; ausserdem entstehen bei den Coniferen nach Hofmeister (ob auch bei Cycadeen und Gnetaceen?) im Pollenschlauch unmittelbar vor dessen befruchtender Einwirkung auf das Corpusculum Zellen durch freie Zellbildung. Jene Zelltheilungen im verstäubenden Pollenkorn können als eine rudimentäre männliche Prothalliumbildung betrachtet werden, und die freie Zellbildung im Ende des Pollenschlauchs der Coniferen dürfte als der letzte Ueberrest des Strebens zur Bildung von Spermatozoidmutterzellen (etwa der von Salvinia entsprechend) aufzufassen sein, wenn es auch thatsächlich nicht bis zur Entstehung von wirklichen Spermatozoiden kommt.

Das verstäubende Pollenkorn der Coniferen (und Ephedra?) besitzt innerhalb der cuticularisirten Aussenhaut (Exine) eine sehr quellungsfähige Schicht, durch deren Aufquellen jene gesprengt wird Fig. 302 *II*); dieses Abstreifen der Exine ist eine Eigenthümlichkeit der Gymnospermen, die den Angiospermen fehlt, wenn man nicht Vorkommnisse wie bei Thunbergia alata für analog halten will; bei den Cycadeen sind die entsprechenden Verhältnisse noch unbekannt. Die äussere Form

1) Literatur über die Natur der Gymnospermenblüthe: Rob. Brown: Verm. Schriften, IV. 75. — H. v. Mohl: Verm. Schriften, p. 53 ff. — Miquel: Monographia Cycadearum 1842. — A. Braun: Verjüngung, p. 30. 61. — Karsten: Organogr. Betracht. über Zamia muricata, Berlin, 1857. — Schacht, Lehrb. der Anat. und Phys. II, 433. — Eichler in Flora, 1863, p. 530. — Ueber Befruchtung der Coniferen: Hofmeister in Vergl. Unters. 1851 und Jahrb. f. wiss. Bot. I, 167. — Ueber die Structur des Pollens: Schacht in Jahrb. f. wiss. Bot. II, 142. — Bau des Holzes: Mohl: Bau des Cycadeenstammes, Verm. Schriften, 195. — Dippel in Bot. Zeitung, 1863. p. 253. — Verlauf der Fibrovasalstränge der Coniferen: Geyler in Jahrb. f. wiss. Bot. VI, p. 55. — Mettenius: Beitr. z. Anat. der Cycad. (Abh. d. K. Sächs, Ges, d. Wiss, VII. 1861).

der Pollenkörner ist meist rundlich oder ellipsoidisch, bei Zamia auf der einen Seite mit einer tiefen Längseinfaltung versehen; bei Pinus, Abies und Podocarpus bildet die Exine des Korns zwei lufthaltige Blasen, mit netzartiger Sculptur, offenbar dazu bestimmt, das specifische Gewicht des ganzen Korns zu vermindern

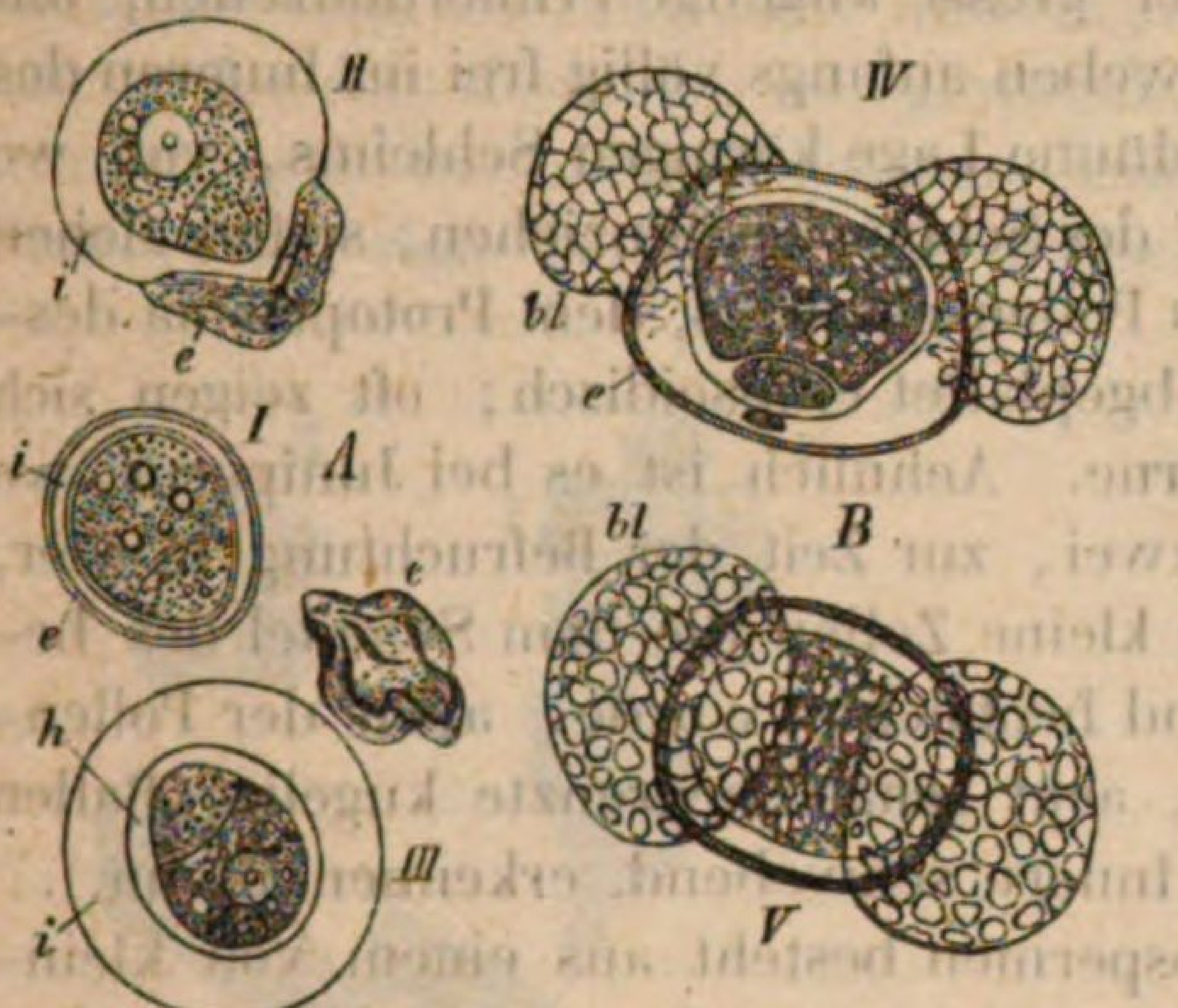


Fig. 302. *A* Pollen vor dem Verstäuben von Thuja orientalis (6. März 1867). *I* ein frisches aber in Wasser gelegtes Korn, von den drei Häuten ist die äussere *e* bräunlich, die mittlere *i* farblos, die innerste bläulich; der Inhalt durch eine Querwand am schmäleren Ende des Korns getheilt; *II* nach 10 Minuten in Wasser; die mittlere Haut *i* stark gequollen, die äussere *e* geplatzt, wird abgestreift (*e* mit Iod gelb, *i* mit Iod farblos); *III* noch länger in Wasser gelegen, zwischen der mittleren Haut *i* und dem Zellkörper ist ein Hohlraum *h* entstanden, *e* die abgestreifte Exine. — *B* Pollenkörner vor dem Verstäuben von Pinus Pinaster, *IV* von der Seite, *V* von oben gesehen; *bl* die blasenförmigen, mit Luft erfüllten Auftreibungen der Exine *e* (in Glycerin durchsichtig gemacht), man sieht in *IV* die drei Innenzellen; die mittlere Haut des Kornes ist gequollen. (550).



Fig. 303. Abies pectinata: *A* eine männliche Blüthe: *a* die Staubblätter, *b* die Hüllblätter; *B* ein Pollenkorn nach Schacht; *bl* dessen blasige Anhängsel, *e* die Exine, *i* die Intine; *q* kleine Basalzelle des inneren Zellkörpers, dessen Scheitelzelle *y* zum Pollenschlauch auswächst.

und als Flugapparat zu dienen, wenn der Wind die Pollenkörner auf die weiblichen Blüthen überträgt. — Die Vorbereitung zur Bildung des Pollenschlauchs durch vorläufige Theilungen der Pollenzelle lassen sich nach Schacht auf zwei Typen zurückführen; bei Taxus, Thuja, Cupressus, Zamia entsteht nur eine Theilungswand (Fig. 302 *A*) quer zum Längsdurchmesser des Korns und so, dass die eine der Theilzellen viel kleiner ist als die andere; die grösste wächst durch Spitzenwachsthum zum Pollenschlauch aus. — Bei Larix, Pinus, Abies, Podocarpus, Ephedra bilden sich anfangs ebenfalls zwei Theilzellen von sehr verschiedener Grösse; die Querwand aber wölbt sich in den Raum der grösseren hinein. das ausgewölbte Stück (die Papille der kleineren Zelle) wird durch eine Querwand abgeschnitten, und so eine dritte, im Raum der grösseren Theilzelle liegende Zelle erzeugt, die am Scheitel fortwächst und sich nochmals theilt; es entsteht so im Raum des Pollenkorns ein 3—4zelliger Körper (Zellreihe) der mit sehr kleiner Basalzelle der Pollenwand an der einen Seite aufsitzt, dessen anschwellende Scheitelzelle aber (Fig. 303 *B*, *y*) später zum Pollenschlauch auswächst. Die Basalzellen dieses Körpers erscheinen (bei Pinus, Abies), nachdem sie ihren Inhalt verloren haben als enge Spalten (Schacht), ein Verhalten, das wohl noch weiterer Untersuchung bedarf.

Das Auftreten der durch freie Zellbildung entstehenden Zellen erfolgt nach

Hofmeisters Angaben in der Scheitelregion des Pollenschlauchs erst unmittelbar bevor dieser den Embryosack berührt und seine befruchtende Wirkung ausübt (s. unten Fig. 308). Bei Taxus baccata bildet der Pollenschlauch im Gewebe des Samenknospenkernes sich ausbreitend eine breite Aussackung über dem Embryosack; in dieser entsteht eine (seltener zwei) grosse kugelige Primordialzellen, mit Kern, aber ohne starre Membran; sie schweben anfangs völlig frei im Inneren des Pollenschlauchs, häufig umgiebt sie eine dünne Lage körnigen Schleims, von wo aus Protoplasmastränge nach den Wänden des Schlauches hinziehen; später ziehen sich diese Zellen mehr in den Scheitel des Pollenschlauchs, dem Protoplasma desselben eingebettet erscheinen sie dann abgeplattet ellipsoidisch; oft zeigen sich dann statt des ersten Kerns zwei neue Kerne. Aehnlich ist es bei Juniperus, wo die Theilung der grossen freien Zelle in zwei, zur Zeit der Befruchtung in vier, acht bis sechzehn in einer Ebene liegende kleine Zellen die dem Scheitel des befruchteten Pollenschlauches eingelagert sind beobachtet wurde; auch der Pollenschlauch der Abietineen lässt zwei, vier, acht scharf begrenzte kugelige Ballen feinkörnigen Protoplasma's frei in seinem Innern schwebend, erkennen (Hofm.).

2) Die Samenknospe der Gymnospermen besteht aus einem von kleinzelligem Urmeristem gebildeten Knospenkern, der von seiner Basis her von dem Integument (meist nur einem) umwachsen wird; gewöhnlich überragt der Rand des Integuments den oft eingesenkten Scheitel des Knospenkerns (der Kernerwarze) und nicht selten (Callitris, Gnetum, Welwitschia) verlängert sich der Micropyletheil der Knospenhülle canalartig, oben sich ausbreitend. Der Pollen gelangt durch diese Mündung unmittelbar auf die Kernwarze und treibt den Pollenschlauch durch das Gewebe derselben bis zum Embryosack. Die Samenknospen der Cycadeen, Gnetaceen und vieler Coniferen sind atrop, bei Podocarpus und den Abietineen anatrop; meist sind sie sitzend, nur selten wie bei Podocarpus ist der Funiculus deutlich entwickelt.

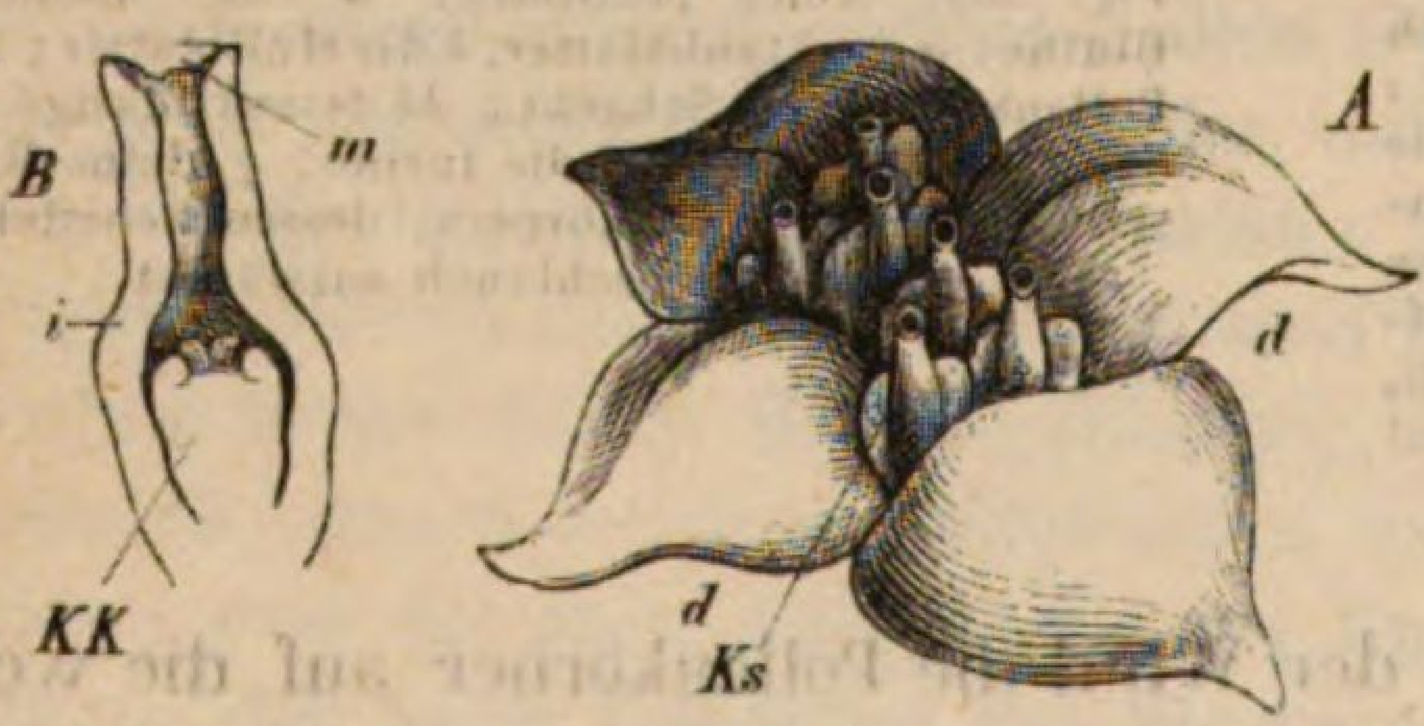


Fig. 304. Callitris quadrivalvis; *A* die weibliche Blüthe, vergrössert; *d d* zwei Paar decussirter Blätter (die Carpelle), in deren Axeln sechs Samenknospen *Ks* sitzen. — *B* eine der Samenknospen senkrecht auf ihre breitere Seite längs durchschnitten; *k k* der Knospenkern, noch ohne Embryosack, *i* das röhrenförmig verlängerte Integument mit der Micropyle *m*.

Die morphologische Orientirung der Samenknospen ist bei den Gymnospermen eine sehr mannigfaltige und zum Theil ist sie noch ganz unklar und streitig: bei den Cycadeen sind es offenbar metamorphosirte Fiederblättchen der Carpelle, sie sitzen am Rande derselben und liegen bei Cycas ganz frei; bei den Gnetaceen und Taxus ist die Samenknospe scheinbar das Ende der Blüthenaxe, bei den Cupressineen sind sie einzeln oder zu mehreren anscheinend axillär, bei den Abietineen sitzen sie auf einer anscheinend axillären Schuppe (Samenschuppe) die bei den Araucarien kein Stützblatt zeigt. In allen diesen Fällen, mit Ausnahme der Cycadeen, ist der morphologische Ort der Samenknospe und somit die Frage, ob sie blattbürtig oder selbst ein Blatt sei, noch unentschieden; ich komme unten bei den Coniferen und Gnetaceen noch auf diese Frage zurück.

3) Embryosack, Endosperm, Corpuscula. Die hier folgende, Hof-

meister entlehnte Darstellung, bezieht sich zunächst nur auf die Coniferen; von den Cycadeen und Gnetaceen sind nur Bruchstücke der Entwickelung bekannt, die indessen deutlich genug zeigen, dass sie im Wesentlichen mit den Coniferen übereinstimmen. — Der Embryosack entsteht durch weitere Umbildung und bedeutende Vergrösserung einer inneren Gewebezelle des Knospenkerns, die ungefähr in der Axe desselben und gewöhnlich tief unten, weit entfernt von der Kernwarze liegt; bei den Abietineen und Juniperus (Cupressineen) entsteht der Embryosack sogar unterhalb der Stelle, wo das Integument vom Knospenkern



Fig. 305.

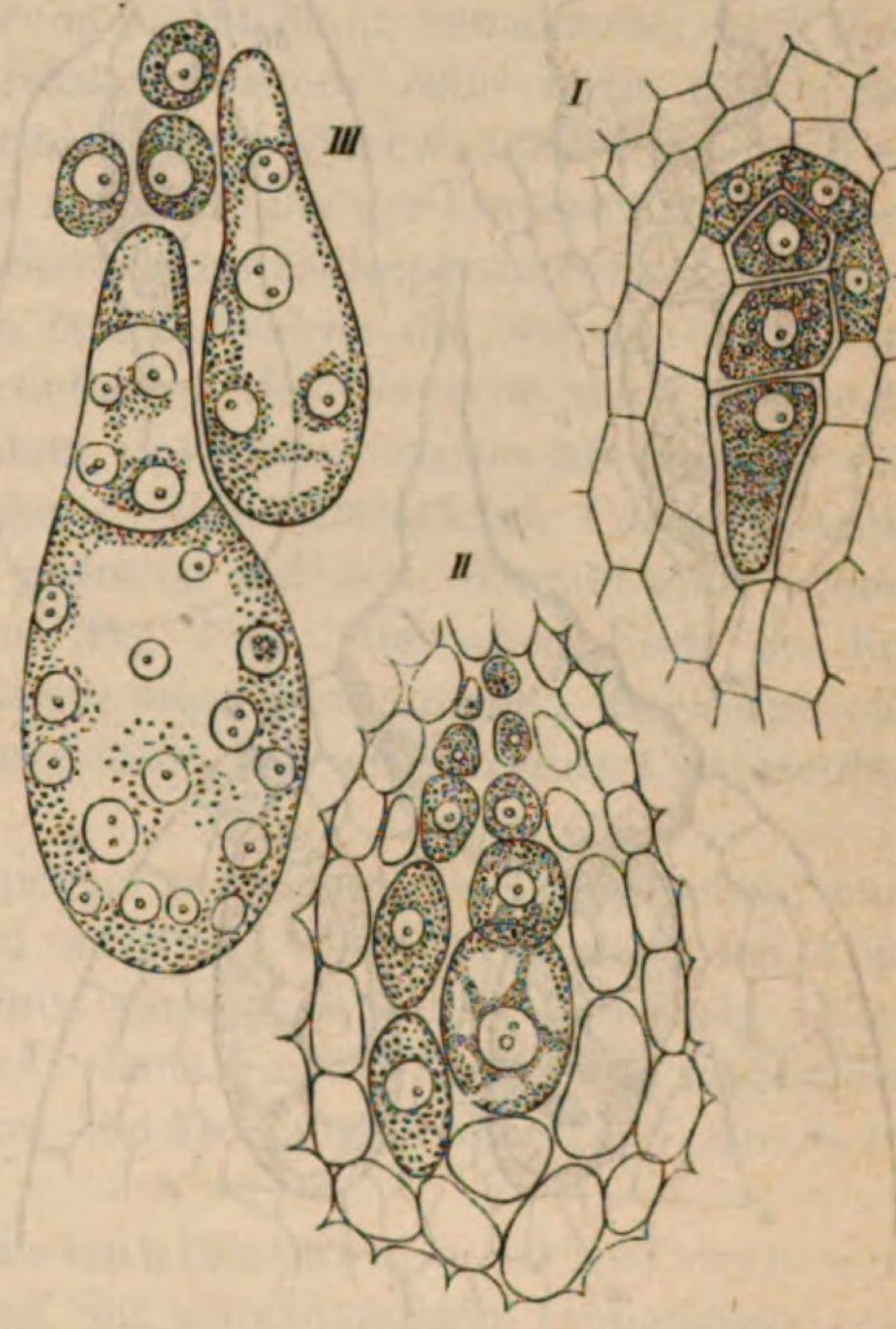


Fig. 306.

Fig. 305. Taxus baccata: *A* die männliche Blüthe, *a* Staubblätter, weiter unten schuppenähnliche Hüllblätter; *B* eines der Staubblätter von unten gesehen, die Pollensäcke geöffnet und entleert. *C* Stück eines Laubsprosses *z*, mit einem Blatt *b*, aus dessen Axel die weibliche Blüthe entspringt; *s* deren schuppenförmige Hüllblätter, *sk* die Spitze der Samenknospe; *D* Längsdurchschnitt der weiblichen Blüthe; *k k* Kern der Samenknospe, *i* deren Integument; *m* Ringwulst an der Basis der Samenknospe (junger Samenmantel); *x* eine abortirte (selten vorhandene) scheinbar axilläre Samenknospe. — *E* der unreife Same: *k k* Knospenkern, *i* das zur harten Samenschale sich umbildende Integument; *e* der Embryosack mit Endosperm erfüllt, *m* Samenmantel, der später den Samen als rothe fleischige Hülle ganz umgiebt.

Fig. 306. Taxus baccata (nach Hofmeister); Entstehung des Embryosackes aus dem Gewebe des Knospenkerns. *I* Ende März, *II* Ende April; *III* Ende Mai.

sich trennt; hier ist es auch gewöhnlich nur eine Zelle, die sich zum Embryosack umgestaltet, während bei Taxus der Anlage nach immer mehr Embryosäcke vorhanden sind, indem einige übereinander liegende Zellen einer kurzen axilen Reihe (Fig. 306, *I*) sich vergrössern, mit Protoplasma füllen und sich isoliren (*II*); von ihnen entwickelt sich oft nur eine zum Embryosack, indem sie sich vergrössert und die Nachbarzellen verdrängt; zuweilen bilden sich auch zwei Embryosäcke aus (*III*). Der Kern des Embryosackes, der hier gewöhnlich Flaschenform annimmt, wird bald resorbirt, worauf in dem wandständigen Protoplasma

neue Kerne auftreten, um welche sich freie Zellen bilden; bald schliessen diese Zellen seitlich aneinander, sie wachsen in radialer Richtung und theilen sich, so dass der Embryosack mit einem parenchymatischen Gewebe erfüllt wird, was in dem oberen, engeren Theil erst später eintritt. Viel complicirter und weitläufiger sind die Vorgänge im Embryosack bis zur Bildung der Corpuscula bei den Pinus-Arten (z. B. Pinus silvestris) mit zweijähriger Samenreife und bei Juniperus; bei diesen entsteht nach der Bestäubung im ersten Sommer ein Endosperm auf ähnliche Art wie bei Taxus; es wird aber im nächsten Frühjahr wieder aufgelöst, die Protoplasmakörper der primären Endospermzellen isoliren sich unter Auflösung der Zellwände und bilden durch Theilung neue zahlreichere Zellen, die den unterdessen stark heranwachsenden Embryosack von Neuem mit einem parenchymatischen Gewebe erfüllen (im Mai des zweiten Jahres).

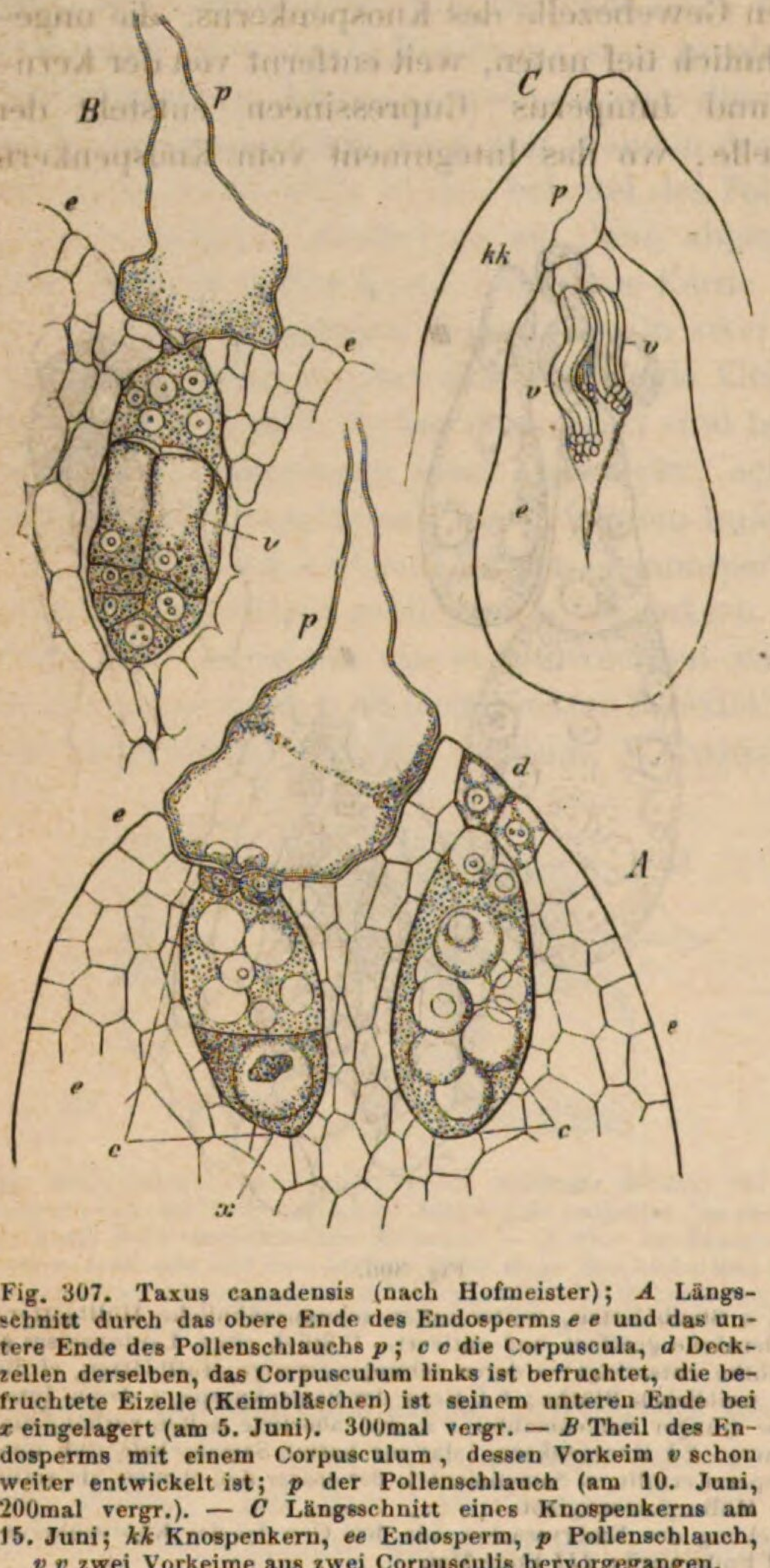


Fig. 307. Taxus canadensis (nach Hofmeister); *A* Längsschnitt durch das obere Ende des Endosperms *e e* und das untere Ende des Pollenschlauchs *p*; *c c* die Corpuscula, *d* Deckzellen derselben, das Corpusculum links ist befruchtet, die befruchtete Eizelle (Keimbläschen) ist seinem unteren Ende bei *x* eingelagert (am 5. Juni). 300mal vergr. — *B* Theil des Endosperms mit einem Corpusculum, dessen Vorkeim *v* schon weiter entwickelt ist; *p* der Pollenschlauch (am 10. Juni, 200mal vergr.). — *C* Längsschnitt eines Knospenkerns am 15. Juni; *kk* Knospenkern, *ee* Endosperm, *p* Pollenschlauch, *v v* zwei Vorkeime aus zwei Corpusculis hervorgegangen. (50mal vergr.).

»Bei allen Coniferen beginnt, nachdem der Embryosack mit Zellgewebe sich vollständig gefüllt hat, ein beträchtliches Wachsthum einiger, dicht unter dem Micropylen-Ende des Endosperms gelegenen Zellen, welches eintritt noch lange bevor die Zellenvermehrung in den Nachbarzellen aufgehört hat. So differenzirt sich vom umgebenden Gewebe der wesentliche Theil (die grosse sphärische Zelle) der sogen. Corpuscula. Bei den Abietineen ist jedes Corpusculum von dem nächstbenachbarten durch mindestens eine, oft durch sehr viele Zellschichten getrennt; die Corpuscula von Juniperus und Cupressus grenzen unmittelbar aneinander; bei Taxus berühren sich bisweilen zwei Corpuscula; die meisten sind durch dicke Lagen von Zellgewebe von einander getrennt. Die Corpuscula von Taxus sind kurz (Fig. 307 *A*, *c* rechts), die der Abietineen langgestreckt ellipsoidisch; die von Juniperus und Cupressus lang prismatisch mit stumpfen Kanten und verjüngten Enden. Nicht immer beschränkt sich die Bildung der Corpuscula auf das

Micropyle-Ende des Endosperms, namentlich bei Juniperus finden sich mancherlei Unregelmässigkeiten, bisweilen nur beträchtliche Grössenzunahme tief nach unten gelegener Zellen des Endosperms, bisweilen sogar die Bildung eines in allen Stücken vollständigen, in der Mitte einer der Seitenflächen des Endosperms ausmündenden Corpusculum. Der Scheitel des Corpusculums ist bei seiner Entstehung nur durch eine einfache Zelle von der Innenwand der oberen Wölbung des Embryosackes getrennt. Bei den meisten Coniferen entstehen in dieser Zelle durch einmal sich wiederholende Theilung vier in einer Ebene liegende Zellen, die durch dickschleimigen vielkörnigen Inhalt vor den Nachbarzellen sich auszeichnen; — eine auffallende Ausnahme hiervon macht Pinus canadensis, hier theilt sich die eine, den Scheitel der Corpuscula deckende Zelle nicht durch sich kreuzende Längswände, wohl aber mehrmals durch Querwände. Sie hält so mit der bei den Abietineen und bei Juniperus nach Bildung der Corpuscula noch fortdauernden Vermehrung der Zellen des Scheitels des Endosperms Schritt, während bei anderen Arten die Doppelpaare von Zellen, welche die obere Wölbung der Corpuscula decken (Fig. 307, *d*) in Vertiefungen der Oberseite des Endosperms versenkt werden, welche die primäre Haut des Embryosackes überspannt. Bei Juniperus und Cupressus stehen die Scheitelzellen sämmtlicher Corpuscula mit seltenen Ausnahmen dicht an einander gedrängt auf dem Grunde einer weiten Einsenkung des Scheitels des Endosperms (Fig. 308). Das obere Ende des Endosperms von Pinus zeigt so viele trichterförmige Vertiefungen, als Corpuscula vorhanden sind; jeder dieser kurzen Gänge führt auf ein einzelnes Corpusculum zu« (Hofm. Vergl. Unters. 129).

Die Zahl der Corpuscula eines Endosperms wird verschieden angegeben, nach Hofmeister sind bei Pinus silvestris und austriaca 3—5 vorhanden, bei Abies balsamea und pectinata meist 3, bei Pinus canadensis sehr regelmässig 4, bei Taxus baccata 5—8, ebenso bei Juniperus; nach Schacht besitzt das Endosperm von Ephedra nur ein einziges Corpusculum, die Abietineen haben 2—6, Taxus bis 10, die Cupressineen bis über 30.

4) Entstehung der Eizellen (Keimbläschen) und Befruchtung derselben. Die Corpuscula sind anfangs mit wandständigem Protoplasma ausgekleidet, in welchem der Zellkern liegt. Dieser löst sich auf, das Protoplasma vertheilt sich im ganzen Raum des Corpusculums, (wobei es bei den Abietineen schaumig wird) und um neu auftretende Zellkerne sammelt es sich nun, freischwimmende Primordialzellen bildend; diese Zellen sind bei den Abietineen sehr zahlreich in einem Corpusculum, bei den Taxineen schon weniger, noch geringer ist ihre Zahl bei den Cupressineen. Hofmeister betrachtet alle diese im Corpusculum entstehenden Zellen als »Keimbläschen«; da aber nach seinen Angaben schon vor der Befruchtung nur eine (oder einige) durch Grösse, Lage und anderes Aussehen von dem übrigen sich auszeichnet, so scheint es zutreffender nur diese, die nach der Befruchtung den Embryo bildet, als Eizelle (Keimbläschen) gelten zu lassen; es scheint dies um so eher gerechtfertigt, als bei manchen Pinusarten viele oder selbst die Mehrzahl dieser Zellen schon vor der Befruchtung Tochterzellen bilden, was bei einer Eizelle wenigstens nicht für normal gelten kann. Die zu befruchtende Eizelle liegt zur Zeit der Befruchtung im oberen (Abietineen) oder mittleren Theil (Taxus) des Corpusculum, ausgezeichnet vor den benachbarten Zellen in diesem durch ihre Grösse und reicheren Protoplasmagehalt

(Hofm. Jahrb. f. wiss. Bot. I. 168 ff.). Nach der Befruchtung sinkt die Eizelle auf den Grund des Corpusculums hinab, schmiegt sich in die basale Wölbung desselben ein (Fig. 308, *ei*) und theilt sich zunächst durch eine Querwand. Die übrigen Zellen im Corpusculum zeigen zunächst keine weitere Veränderung infolge der Befruchtung; sie werden dann allmälig aufgelöst und im oberen Theil des Corpusculums bleibt eine grumöse Masse übrig, während der Vorkeim im unteren Theile desselben sich bildet.

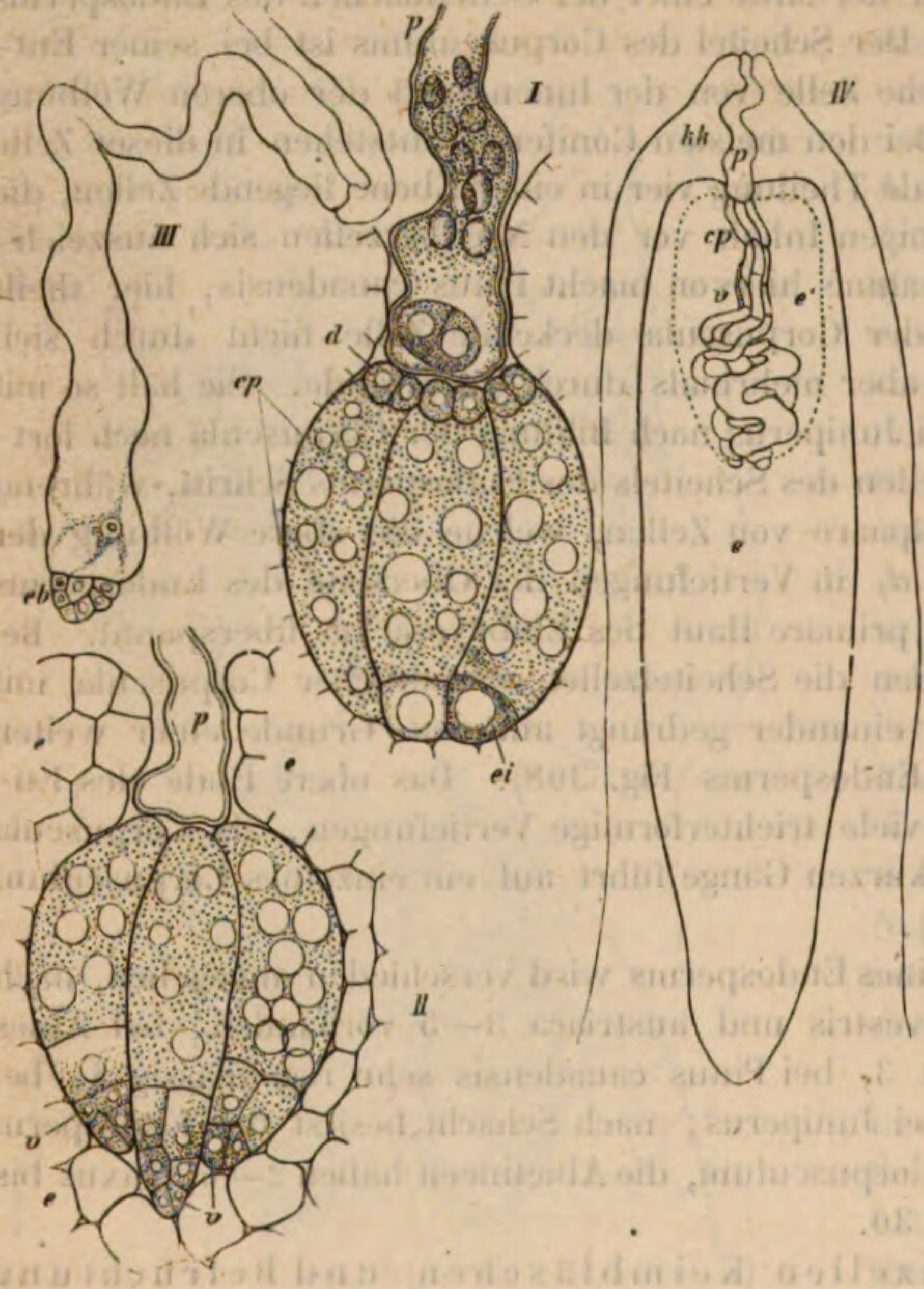


Fig. 308. Juniperus communis (nach Hofmeister). *I* drei Corpuscula dicht nebeneinander (*cp*), bei zweien derselben ist die (befruchtete) Eizelle *ei* dem unteren Ende eingelagert; *d* Deckzellen, *p* Pollenschlauch mit seinen durch freie Zellbildung erzeugten Zellen (28. Juli, 300mal vergr.). *II* ähnliches Präparat, *e e* das Endosperm, *v v* die Vorkeime. — *III* unteres Ende einer der Längsreihen von Zellen eines Vorkeims mit der Embryoanlage *eb*. — *IV* Längsschnitt des Knospenkerns *kk*; *e* das Endosperm, *e'* aufgelockerte Region des Endosperms; *p* Pollenschlauch, *cp* die Corpuscula, *v* die Vorkeime (Anfang August, 80mal vergr.).

Wir haben die Pollenschläuche oben verlassen zu der Zeit, wo sie nach dem Stäuben des Pollens in die Kernwarze der Samenknospe eine Strecke weit eingedrungen waren; während der bisher geschilderten Vorgänge haben sie geruht; bei Juniperus und den Pinusarten mit zweijähriger Samenreife dauert diese Ruhe ein volles Jahr, da die Befruchtung erst ein Jahr nach der Bestäubung eintritt. »Die Pollenschläuche beginnen nach der Unterbrechung, welche ihr Wachsthum auch bei den Coniferen mit einjähriger Samenreife erleidet, aufs Neue gegen den Embryosack hin vorzudringen, ungefähr zu der Zeit, da die Differenzirung der Corpuscula von dem umgebenden Gewebe anhebt. Sie erreichen das Endosperm nach deren vollendeter Ausbildung: bei Pinus silvestris, Juniperus sibirica Anfang Juni, bei Pinus Strobus, Juniperus communis Ende Juni des zweiten Jahres; bei Abies excelsa, Taxus canadensis Mitte, bei Taxus baccata Ende Mai, bei Pinus canadensis Ende Juni des ersten Jahres, je tiefer die Pollenschläuche in den Eikern dringen, um so mehr nehmen sie an Dicke zu, eine Erscheinung, die am schärfsten bei Taxus, am schwächsten bei den Abietineen sich ausprägt. Das Wachsthum in die Dicke des unteren Theiles des Pollenschlauches von Taxus ist so bedeutend, dass das Organ die Form eines kegelförmigen Sackes annimmt. Die gewaltige Zunahme des Querdurchmessers beginnt erst nach Vollendung des

Längenwachsthums« (Hofm. Vergl. Unters. 132). Erst jetzt erfolgt die Bildung der freien Zellen im Pollenschlauch, die oben bereits erwähnt wurden. Um diese Zeit wird auch die Scheitelregion der Zellhaut des Embryosackes erweicht, der Pollenschlauch durchbricht sie, gelangt so zur Berührung mit den Deckzellen der Corpuscula; er drückt diese zusammen oder drängt sie auseinander (Taxus) und dringt bis in den oberen Raum des Corpusculum selbst ein, ohne dass die Haut des Pollenschlauches irgend eine Oeffnung zeigt; die befruchtende Substanz muss demnach durch Diffusion zur Eizelle im Corpusculum gelangen.

5) Die Entwickelung des Embryos aus der befruchteten Eizelle der Coniferen wird durch die Bildung eines Vorkeims eingeleitet und weicht in mehr als einer Hinsicht von der Embryobildung der Angiospermen auffallend ab. Die dem Grunde des Corpusculums eingelagerte befruchtete Eizelle wird zuerst durch eine Querwand getheilt. Durch wiederholte Quer- und Längstheilungen dieser ersten Zellen entsteht nach Schacht (Lehrb. II, 401) bei den Abietineen ein sechzehnzelliger Körper im Grunde des Corpusculums, der aus vier Lagen von je vier Zellen besteht. Die obere Schicht wird bald zerstört, die zweite Zellschicht bleibt im Corpusculum liegen und bildet die sogen. Rosette, die Zellen der dritten Schicht verlängern sich sehr bedeutend und bilden die Embryonalschläuche, welche an ihrem Scheitel die Zellen der vierten Schicht tragen und diese, als Embryoanlage vor sich herstossen, indem sie sich verlängern; bei Taxus, Thuja, Cupressus fehlt nach Schacht die Rosette und die Embryonalschläuche (*v* Fig. 308), deren Zahl hier nicht fest bestimmt ist, wachsen direct aus dem Corpusculum hervor (vergl. Hofm. l. c. 136, 137). Die als Embryonalschläuche bezeichneten Zellen oder Zellreihen des Vorkeims zeigen die merkwürdige Erscheinung (nach Mirbel und Spach auch bei Thuja)[1], dass sie sich, obgleich aus einer Eizelle entstanden, während ihres Längenwachsthums von einander seitlich ablösen, nur an ihrem Ursprung aus dem Grunde des Corpusculum verbunden bleiben und jeder für sich fortwachsen, in dem sie vielfach hin- und herbiegend in das erweichte Endosperm vordringen (Fig. 308, *IV*). An seinem Scheitel bildet jeder Embryonalschlauch eine kleinzellige Embryoanlage (Fig. 308 *III*, *eb*), die durch eine Scheitelzelle mit schiefer Segmentirung fortwächst. Demnach entstehen aus einer Eizelle (somit auch aus einem Corpusculum) mehrere, meist vier, Embryonen. und da in einer Samenknospe mehrere Corpuscula befruchtet werden können, so steigt die Zahl der Embryoanlagen bei den Coniferen auf ein Mehrfaches von vier: die Polyembryonie, die bei den Angiospermen nur ausnahmsweise und in ganz anderer Art vermittelt, eintritt, ist bei den Gymnospermen (auch bei Cycas) der Anlage nach normal. Allein gewöhnlich kommt von den zahlreichen Embryoanlagen nur eine zur weiteren Entwickelung, sie bildet die im reifen Samen enthaltene, einzige Keimpflanze.

6) Same und Keimung. Durch den aus dem Grunde des Corpusculums hinauswachsenden Embryoträger (Embryonalschlauch) wird die an seinem

1) Schacht (l. c. 402) sagt: »Bei der Mehrzahl der Nadelhölzer bilden die Embryonalschläuche eines Corpusculum insgesammt nur einen Embryo (Pinus silvestris, Picea vulg., Abies pectinata, Larix europaea, Araucaria brasiliana, Taxus baccata, Thuja orientalis und occid.). Bei anderen dagegen trennen sich die einzelnen Schlauchzellen später von einander und jede derselben bildet ihre eigene Keimanlage (bei Pinus Pinaster, wo aus jedem befruchteten Corpusculum vier Embryonen hervorgehen und nach Hofmeister auch bei P. Strobus)«.

Scheitel sitzende Keimanlage in das erweichte Endosperm vorgeschoben; der Embryosack fährt fort, an Umfang zuzunehmen, er resorbirt die ihn umgebenden Gewebemassen des Knospenkerns, während in seinem Inneren der Keim sich ausbildet und die Endospermzellen sich mit Reservestoffen (Protoplasma und Fett) erfüllen. Dem entsprechend wächst auch der ganze Same immer weiter fort, während die Zellen des Integuments sich zur Bildung der Samenschale vorbereiten; nach Beendigung der Umfangszunahme des Samens erhärten und verholzen diese und bilden so die feste Samenschale, welche das Endosperm sammt dem in ihm liegenden Keimpflänzchen umschliesst. Bei den Cycadeen wird eine äussere Gewebeschicht des Integuments saftig und pulpös, sie umgiebt die innere verholzte Schale. Bei Pinus Pinea bleibt der Embryosack als zähe Haut die Samenschale auskleidend bis zur Samenreife erhalten, bei der Keimung wird er von der auswachsenden Hauptwurzel erst hinausgestülpt, er umgiebt sie wie ein Handschuhfinger und reisst dann durch. Die Embryoträger verschwinden bei den Coniferen gewöhnlich während der Samenreife, bei Larix bleiben sie nach Schacht erhalten und bei den Cycadeen lassen sie sich noch aus dem reifen Samen als lange Fäden hervorziehen. — Während der Samenreife erfahren auch die benachbarten Blattgebilde ein weiteres Wachsthum und Differenzirung ihrer Gewebe, bei Thuja und Cupressus z. B. verholzen die Carpelle, bei Juniperus werden sie dick fleischig, verwachsen unter einander und endlich nehmen sie blaue Färbung und pulpöse Beschaffenheit an, sie bilden die Wacholderbeere, in deren Inneren die Samen mit holziger Schale liegen. Bei den Abietineen sind es besonders die schuppenähnlichen Körper, welche die Samenknospen tragen, die in Folge der Befruchtung kräftig heranwachsen, verholzen und so das Gerüst des reifen »Zapfens« (der Kiefern und Tannen) bilden. Bei Taxus baccata erhebt sich nach der Befruchtung der Samenmantel als Ringwall unter der Samenknospe und umwächst sie aufwärts; während das Integument die harte Steinschale bildet, wird der Samenmantel pulpös, saftig und schön roth gefärbt; bei Ephedra sind es die benachbarten Blätter, welche diese pulpöse Beschaffenheit annehmen und den reifenden Samen umhüllen.

Die Keimpflanze erreicht bei den Gymnospermen im reifenden Samen einen hohen Grad der Ausbildung, obgleich das Endosperm im reifen Samen reichlich vorhanden ist. Der Keim ist geradegestreckt und liegt in einer axilen Höhle des Endosperms, das ihn dicht und allseitig umgiebt. Der Stammtheil des Keims ist kurz und setzt sich abwärts in die Hauptwurzel fort, die zumal bei den Coniferen sich später kräftig entwickelt; oben endigt der Keimstamm zwischen den Cotyledonen (den ersten Blättern), die hier immer in Quirlstellung auftreten, wie bei den Dicotylen; gewöhnlich besteht der Cotyledonarquirl aus zwei Blättern, so bei den Cycadeen, Taxineen, Araucarien, Cupressineen, Gnetaceen; bei den Abietineen aber aus vier bis zwölf Blättern (Fig. 309). Die Fibrovasalstränge sind in procambialem Zustande sowohl in der Wurzel, wie im Stamme und den Cotyledonen deutlich angelegt, mit beginnender Keimung fängt auch sogleich die Ausbildung der ersten Gefässe (Spiralgefässe) an.

Bei der Keimung macht sich vorzugsweise darin eine Verschiedenheit geltend, dass bei den Abietineen, Cupressineen und Taxineen das hypocotyle, zwischen der Wurzelbasis und dem Cotyledonarquirl liegende Stammstück sich stark verlängert und sich knieartig aufwärts krümmt, während die Wurzel abwärts wächst und die Cotyledonen das Endosperm aussaugen; ist dieses entleert, so erfährt das

hypocotyle Stengelglied eine letzte Streckung, die Cotyledonen werden aus der, in der Erde festgehaltenen Samenschale herausgezogen, über die Erde an's Licht gebracht und, indem sich der Stamm aufrichtet, ausgebreitet. (Bei Fig. 309 lag

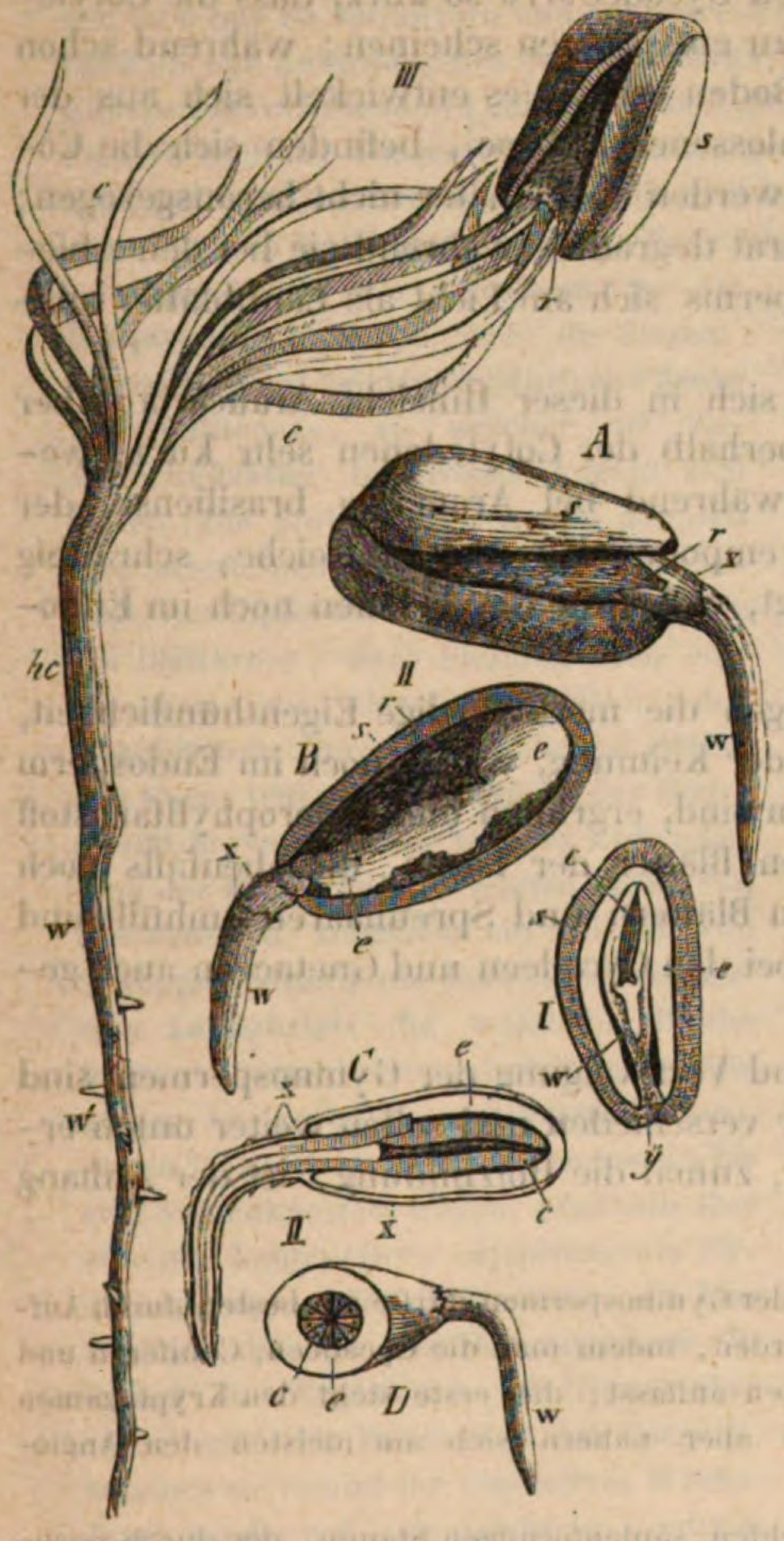


Fig. 309. Pinus Pinea, Same und Keimung (natürl. Gr.). *I* ruhender Same, längs durchschnitten; *II* beginnende Keimung, *III* Ende der Keimung. — *s* Samenschale, *r* eine rothe Haut unter der Samenschale, *x* die Haut des Embryosackes, die austretende Wurzel überziehend, bei *A* und *B* durchrissen; *e* das Endosperm; *c* Cotyledonen des Embryos, *w* dessen Wurzel, *w'* Seitenwurzeln der Hauptwurzel (bei *III*); *hc* das hypocotyle Stammglied; *y* die Austrittsstelle für die Wurzel (bei *I*).

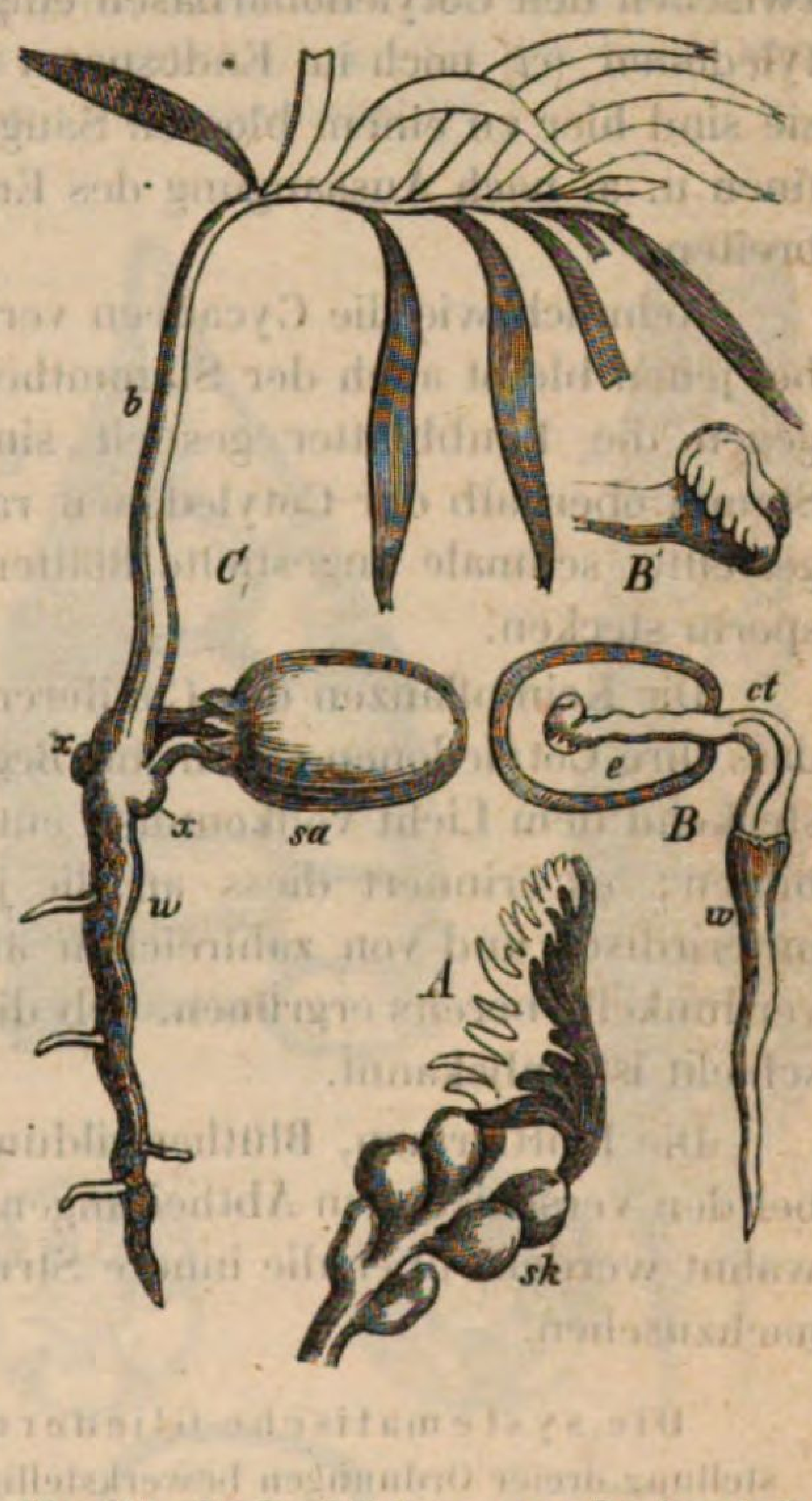


Fig. 310. *B*, *B*, *C* Keimung von Zamia spiralis nach Schacht (verkleinert). *B* beginnende Keimung, *ct* die Cotyledonen, oberhalb ihrer verlängerten Basis verwachsen, einer von beiden an der Spitze mit Andeutung einer gefiederten Lamina (*B'*); *C* Keimpflanze, sechs Monate alt. — Es bedeutet: *sa* Same, *ct* Cotyledonen', *w* die Hauptwurzel, *b* das erste gefiederte Blatt; *x x* die Anlagen der später aufwärts wachsenden Seitenwurzeln. — *A* ein Fruchtblatt (Carpell) von Cycas revoluta mit den Samenknospen *sk*, oben gefiedert (nach Schacht, etwa $^{1}/_{10}$ der natürl. Gr.).

der Same zu seicht und wurde von den Cotyledonen mit emporgehoben); bei den Cycadeen und Araucarien dagegen bleibt das hyocotyle Stammstück sehr kurz, dagegen strecken sich bei beginnender Keimung die Basalstücke der beiden Cotyledonen so, dass die von ihnen eingeschlossene Stammspitze (Knospe) aus der Samenschale hinausgeschoben wird, während auch die Wurzel sich beträchtlich verlängert; die Cotyledonen bleiben, nur mit Ausnahme ihrer stielartig verlängerten Basalstücke im Endosperm eingeschlossen und saugen dasselbe auf, während

unterdessen die bereits ausserhalb des Samens liegende Stammknospe sich entwickelt. Der Unterschied wird dem Anfänger hinreichend deutlich werden, wenn er Fig. 309 *II* und *III* mit Fig. 310 *B*, *C* vergleicht; das hypocotyle Glied *hc* der erstgenannten Figur ist bei der keimenden Cycadee 310 so kurz, dass die Cotyledonen fast unmittelbar aus der Wurzel zu entspringen scheinen; während schon das erste gefiederte Blatt sich über den Boden erhebt (es entwickelt sich aus der zwischen den Cotyledonarbasen eingeschlossenen Knospe), befinden sich die Cotyledonen (*ct*) noch im Endosperm und werden auch später nicht herausgezogen; sie sind hier zu einem blossen Saugapparat degradirt, während sie bei den Abietinen u. a. nach Aussaugung des Endosperms sich am Licht als Laubblätter ausbreiten.

Aehnlich wie die Cycadeen verhält sich in dieser Hinsicht Araucaria; aber bei jenen bleibt auch der Stammtheil oberhalb der Cotyledonen sehr kurz, wogegen die Laubblätter gestielt sind, während bei Araucaria brasiliensis der Stamm oberhalb der Cotyledonen rasch emporwächst und zahlreiche, schraubig gestellte, schmale ungestielte Blätter trägt, wobei die Cotyledonen noch im Endosperm stecken.

Die Keimpflanzen der Coniferen zeigen die merkwürdige Eigenthümlichkeit, dass ihre Cotyledonen schon mit Beginn der Keimung, wo sie noch im Endosperm steckend dem Licht vollkommen entzogen sind, ergrünen und Chlorophyllfarbstoff bilden; es erinnert diess an die jungen Blätter der Farne, die ebenfalls noch unterirdisch und von zahlreichen älteren Blättern und Spreuhaaren umhüllt und verdunkelt, bereits ergrünen. Ob diess bei den Cycadeen und Gnetaceen auch geschieht ist unbekannt.

Die Blattformen, Blüthenbildung und Verzweigung der Gymnospermen sind bei den verschiedenen Abtheilungen sehr verschieden und sollen weiter unten erwähnt werden, über die innere Structur, zumal die Holzbildung, ist der Anhang nachzusehen.

Die systematische Gliederung der Gymnospermen dürfte am besten durch Aufstellung dreier Ordnungen bewerkstelligt werden, indem man die Cycadeen, Coniferen und Gnetaceen als gleichberechtigte Formenreihen auffasst; die erste steht den Kryptogamen ohne Zweifel am nächsten, die Gnetaceen aber nähern sich am meisten den Angiospermen.

A. Die Cycadeen bilden einen aufrechten, säulenförmigen Stamm, der durch reichliche Parenchymbildung schon am fortwachsenden Gipfel eine bedeutende Dicke annimmt, in der Jugend daher und wo er überhaupt kurz ist, knollig erscheint; das durch das Cambium vermittelte Dickenwachsthum wirkt langsam und tritt erst später hinzu. Das Längenwachsthum ist sehr träge und findet nur in dem Maasse statt, dass die dicht gedrängten Blattinsertionen Raum gewinnen; die ganze Oberfläche des Stammes ist von spiralig gestellten Blättern verhüllt; Internodien sind nicht zu unterscheiden. Die Blätter sind von zweierlei Art, trockene, braune, behaarte, sitzende, lederartige Schuppen von verhältnissmässig geringer Grösse, und grosse gestielte, einfach gefiederte Laubblätter. Schuppen und Laubblätter werden abwechselnd periodisch gebildet, auf einen Cyclus von Schuppen folgt ein Cyclus von Laubblättern; dieser Wechsel beginnt bei Cycas u. A. schon mit der Keimung, indem auf die Cotyledonen, die als erste Laubblätter zu betrachten sind, eine Anzahl von Schuppenblättern folgt, welche die Knospe der Keimpflanze bilden, auf diese folgt dann gewöhnlich nur ein gefiedertes Laubblatt, auf dieses wieder Schuppen; erst mit zunehmender Erstarkung der mehrjährigen Pflanze treten auch die Laubblätter in Cyclen auf und bil-

den dann die jedesmalige palmenähnliche Blattkrone, während gleichzeitig die darüber stehenden Schuppenumläufe die mächtige Endknospe des Stammes einschliessen. In dieser werden die Laubblätter soweit vorgebildet, dass sie schliesslich, wenn die Knospe sich öffnet, sich nur zu verlängern und auszubreiten brauchen, was in kurzer Zeit geschieht, während bis zur Entfaltung der nächsten Blattkrone ein bis zwei Jahre vergehen. Die aus der Knospe hervortretenden Laubblätter sind gleich denen der Farne vorn eingerollt, auch die Fiedern nach der Vorderseite des Blattes gerollt; gleich denen der Farne entfalten sie sich basifugal, die Geradestreckung des Blattstieles und der Blättchen schreitet von unten nach oben langsam fort, bis das mehrere Fuss lange Blatt völlig ausgebreitet ist.

Die Blüthe der Cycadeen ist am Hauptstamm terminal, d. h. die Stammaxe selbst wird bei der vieljährigen Pflanze zur Blüthenaxe, an welcher die Geschlechtsblätter in grosser Anzahl sich bilden. Die Blüthen sind immer diöcisch und erscheinen, wie aus dem Gesagten folgt, am Gipfel des Stammes, im Centrum der Blattkrone; ihrer Stellung nach entsprechen die Geschlechtsblätter den Laubblättern; bei der weiblichen Blüthe von Cycas tritt dies deutlich in der Periodicität hervor, indem vor der Entwickelung der Blüthe auf den letzten Gürtel von Laubblättern zunächst ein solcher von Schuppenblättern und dann statt des nächsten Laubgürtels die weibliche Blüthe folgt; sie besteht aus zahlreichen, spiralig an der Axe gestellten, gestielten Blättern, die an ihren Rändern alternirend sechs bis acht Samenknospen tragen, oberhalb aber eine den Laubblättern entsprechende Fiederung zeigen. Die Blüthenaxe, die hier zugleich die Axe des Hauptstammes ist, endigt ihr Wachsthum bei Cycas aber nicht nach der Production der Carpelle, sondern sie nimmt ihr vegetatives Wachsthum wieder auf, es entsteht im Centrum der Blüthe wieder eine von Schuppen umhüllte Laubknospe; die Durchwachsung der Blüthe, die bei anderen Pflanzen nur als Abnormität vorkommt, ist bei der weiblichen Cycas also normal. Es ist fraglich, ob dies auch bei der männlichen von Cycas stattfindet; bei anderen Cycadeen, wie Zamia muricata, Macrozamia, Ceratozamia endigt das Längenwachsthum der Hauptaxe mit der Production der männlichen oder weiblichen Blüthe; es werden bei Zamia muricata und Macrozamia spiralis sogar seitliche Blüthen erzeugt, also durch Zweigbildung, die bei den Cycadeen sonst unterdrückt ist; die an der Basis des Stammes, zum Theil unterirdisch sich bildenden zwiebelähnlichen kleinen Sprosse sind in Bezug auf ihren Ursprung noch nicht bekannt.

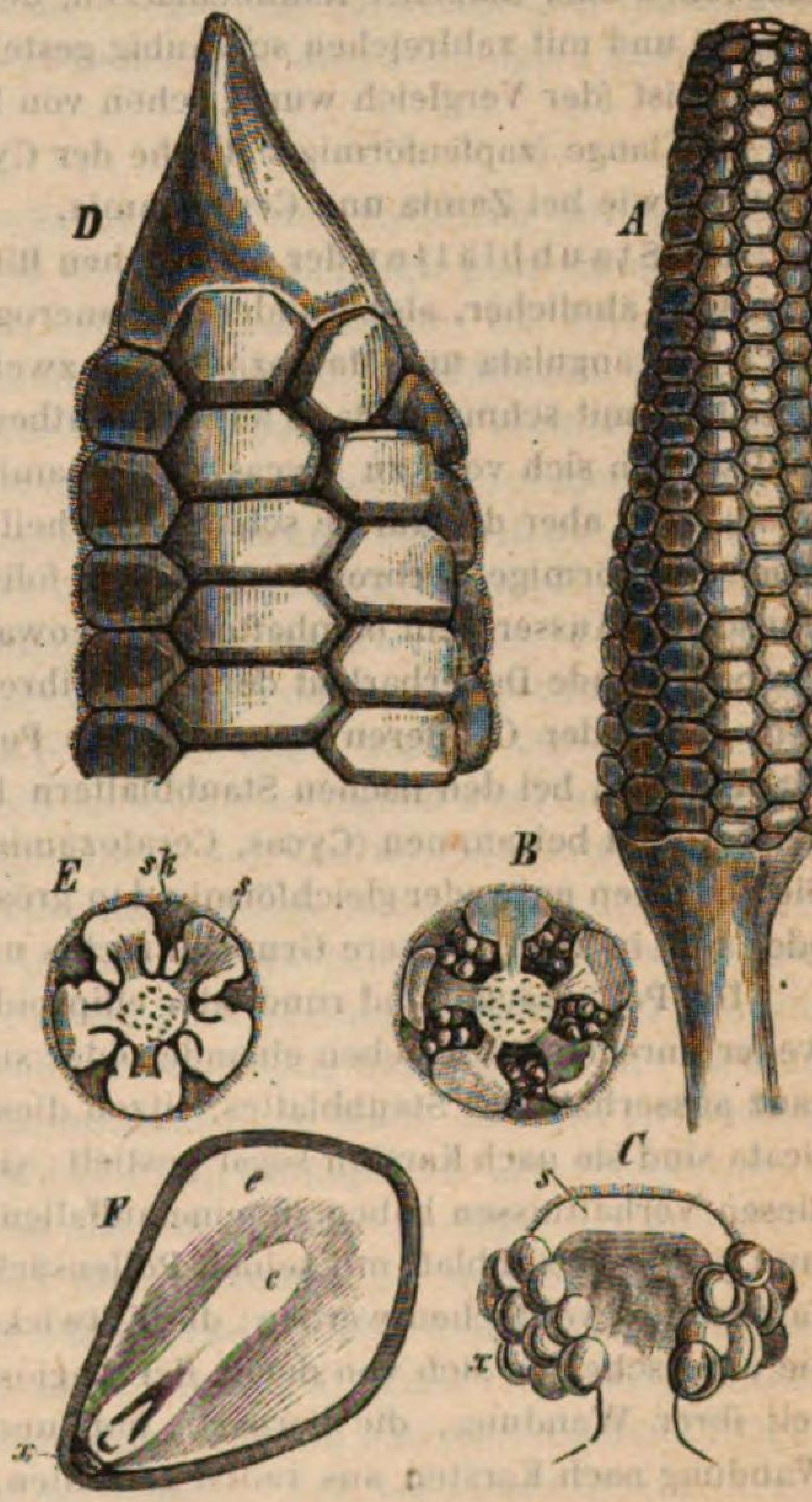


Fig. 311. Zamia muricata nach Karsten. *A* eine männliche Blüthe in nat. Gr.; *B* Querschnitt der männlichen Blüthe; *C* ein Staubblatt derselben, vergrössert und von unten gesehen; *s* der schildförmige Theil, *x* die Pollensäcke. — *D* das obere Stück einer weiblichen Blüthe in nat. Gr.; *E* Querschnitt derselben; *s* die schildförmige Ausbreitung der Carpelle, *sk* die Samenknospen. — *F* der reife Same im Längsschnitt; *e* Endosperm, *c* Cotyledon, *x* der zusammengewickelte Embryoträger, der sich in einen langen Faden ausziehen lässt.

Sowohl die männliche wie die weibliche Blüthe der Cycadeen entbehrt einer besonderen

Blüthenhülle; sie besteht aus einer Axe, dicht besetzt mit den Staubblättern im einen, mit den Carpellen im anderen Fall; mit der Blüthe der Coniferen theilt die der Cycadeen die Eigenschaft, dass die Blüthenaxe eine bedeutende Länge erreicht, bei der männlichen Ceratozamia bis 1 1/2 Fuss, bei anderen mehrere Zoll, während bei den Angiospermen im Allgemeinen der Theil der Blüthenaxe, der die Geschlechtsblätter trägt, sehr kurz bleibt und eher in der Querrichtung sich ausbreitet oder sogar sich aushöhlt. Diese bedeutende Verlängerung der Blüthenaxe der Cycadeen und vieler Coniferen war offenbar Schuld an dem Irrthum der älteren Botaniker, die hier die einzelne Blüthe als Inflorescenz bezeichneten; die elementarste Kenntniss morphologischer Dinge genügt aber, diesen Irrthum zu erkennen. Die Blüthe der Cycadeen kann vielleicht am besten verglichen werden mit dem Gynaeceum der Magnolien oder mancher Ranunculaceen, dessen Axe sich über der Blumenhülle stark verlängert und mit zahlreichen schraubig gestellten Carpellen (hier freilich geschlossenen) dicht besetzt ist (der Vergleich wurde schon von H. v. Mohl gemacht).

Die lange (zapfenförmige) Blüthe der Cycadeen ist entweder sitzend, wie bei Cycas oder gestielt, wie bei Zamia und Ceratozamia.

Die Staubblätter der männlichen Blüthe sind bei den Cycadeen kleineren Laubblättern weit ähnlicher, als bei anderen Phanerogamen. Sie sind oft verhältnissmässig sehr gross, bei Cycas angulata und Macrozamia bis zwei Zoll lang und etwa einen Zoll in der Mitte breit; sie sitzen mit schmaler Basis auf der Blüthenaxe, verbreitern sich dann zu einer Art Lamina und spitzen sich vorn zu (Cycas, Macrozamia) oder bilden zwei hackige Spitzen (Ceratozamia); oder aber der untere schmälere Theil des Staubblattes ist länger, stielartig und trägt eine schildförmige Verbreiterung, einem folium peltatum ähnlich, wie bei Zamia spiralis und muricata. Ausser dem namhaften Breitenwachsthum der Staubblätter der Cycadeen ist auch die bedeutende Dauerbarkeit derselben, ihre Verholzung, den Staubblättern anderer Pflanzen, selbst der Coniferen fremd. — Die Pollensäcke sitzen immer auf der Unterseite des Staubblattes, bei den flachen Staubblättern in grosser Anzahl, zu Dutzenden, selbst Hunderten dicht beisammen (Cycas, Ceratozamia), bei den schildförmigen ist ihre Zahl geringer. Sie bedecken entweder gleichförmig den grössten Theil der Unterseite der Staubblätter (Cycas) oder sind in zwei grössere Gruppen rechts und links vertheilt (Macrozamia, Zamia).

Die Pollensäcke sind rund oder ellipsoidisch, meist etwa ein Mill. gross und sitzen entweder unregelmässig neben einander oder sie bilden kleine Gruppen zu je 2, 3, 4. Sie liegen ganz ausserhalb des Staubblattes, sitzen diesem nur mit schmaler Basis auf, bei Zamia muricata sind sie nach Karsten sogar gestielt; sie springen durch je einen Längsriss auf; in allen diesen Verhältnissen haben sie eine auffallende Aehnlichkeit mit den Sporangien der Farne, ein Cycadeenstaubblatt mit seinen Pollensäcken kann recht wohl mit dem fertilen Blatt eines Farnkrautes verglichen werden; die Entwickelung der Pollensäcke ist leider noch unbekannt. Sie unterscheiden sich von denen der Angiospermen und Coniferen durch die grosse Festigkeit ihrer Wandung, die hornartig hart und brüchig ist; bei Zamia muricata besteht die Wandung nach Karsten aus radial gestellten, stark verdickten Zellen, unter welchen noch eine zweite parenchymatische Schicht liegt.

Die Fruchtblätter stehen spiralig oder verticillirt dicht gedrängt an der weiblichen Blüthenaxe; bei Cycas sind sie, wie schon erwähnt, den Laubblättern nicht nur in ihrer Form ähnlich, sondern auch vermöge ihrer Stellung als metamorphosirte Laubblätter kenntlich; sie werden hier bis gegen einen Fuss lang, sind lang gestielt, tragen dann rechts und links alternirend die Samen und bilden über diesen eine fiedertheilige Lamina. Bei Zamia, Encephalartos, Macrozamia und Ceratozamia sind die Carpelle kleiner und tragen nur je zwei Samenknospen. Bei Ceratozamia mexicana z. B. erhebt sich das Carpell auf einem dünnen Stiel, wird dann plötzlich breit und bildet eine vorn zweispitzige flache Lamina; an der Stelle, wo diese aus dem Stiel entspringt, trägt sie rechts und links von diesen die lateralen Samenknospen; ähnlich bei Macrozamia; bei den Zamien trägt der Stiel der Carpellblätter einen sechsseitigen Schild, an dessen Rande, dem Stiel zugekehrt rechts und links eine Samenknospe sitzt.

Die Samenknospe ist immer atrop sitzend und besteht aus dem Knospenkern und einem massig entwickelten Integument, welches von Fibrovasalsträngen an seiner Innenseite durchzogen wird. Ueber die Endospermbildung und Befruchtung ist nur wenig Einzelnes bekannt; für die Verwandtschaft mit den Coniferen entscheidet der Umstand, dass sich das Endosperm vor der Befruchtung in dem bedeutend heranwachsenden Embryosack bildet, dass es mehrere Corpuscula erzeugt und dass die Embryonen, von denen aber nur einer sich ausbildet, an langen Embryoträgern hängen, die hier selbst noch im reifen Samen sich vorfinden. — Bei Zamia muricata wird die Uebertragung des Pollens nach Karsten durch kleine Käfer vermittelt, die zwischen die Carpelle kriechen; diese weichen nur zur Zeit der Befruchtung auseinander, dann schliessen sie wieder zusammen.

Obgleich die Carpelle der Cycadeen offen sind, liegen die Samenknospen doch nur bei Cycas nackt zu Tage, bei den anderen sind sie zwischen den dichtgedrängten Carpellen tief verborgen.

B. Die Coniferen unterscheiden sich auffallend von den Cycadeen durch ihre Verzweigung und Blattformen. Während bei jenen die Verzweigung fast ganz unterdrückt ist, beruht die eigenthümliche Tracht der Coniferen vorzugsweise auf ihr; die Verzweigung ist immer axillär, aber bei den meisten Arten entstehen nur in wenigen Blattaxeln Sprosse; bei den Araucarien, Taxus- und Abiesarten u. a. scheinen die später leeren Blattaxeln auch der ersten Anlage nach keine Sprosse zu bilden, bei Juniperus communis findet man gewöhnlich in jeder Blattaxel jüngerer Sprosse Axelknospen, aber nur wenige kommen zu weiterer Entfaltung, so dass in diesen Fällen die Zahl der Zweige immer viel kleiner ist als die der Blätter; bei der Gattung Pinus wird das Verhältniss ein sehr merkwürdiges; hier entwickeln mit Ausnahme des einjährigen Keimpflänzchens alle verholzenden Axen (Stamm und Hauptäste) nur schuppenförmige Niederblätter, deren jedes aber einen kurzen Axelspross erzeugt, der unten einige schneidige Niederblätter und aus diesen hervorragend zwei oder mehr grüne Laubblätter trägt. Ein mittleres Verhalten zeigen Larix und Cedrus; aus zahlreichen, aber bei weitem nicht aus sämmtlichen Laubblattaxeln entspringen Seitenaxen, von denen einzelne sich kräftig verlängern, andere aber sehr kurz bleiben und jährlich einen Kranz von Blättern entwickeln (Kreuztriebe). Ebenso ist die relative Entwickelungsfähigkeit der einzelnen Glieder eines Axensystems bei den Coniferen sehr mannichfaltig und für jede Art bestimmt. Allgemeine Regel ist es, dass der Stamm der Keimpflanze ohne Ende aufrecht fortwachsend den Hauptstamm darstellt, d. h. diese Axe entwickelt sich kräftiger als alle Seitenaxen, die Ausbildung des ganzen Verzweigungssystems ist also entschieden monopodial, und die Ursache des im Allgemeinen pyramidalen Umrisses dieser Bäume; die bereits im Samen vorhandene Axe entwickelt den mächtigen Stamm, der nicht selten Jahrhunderte an seiner Spitze fortwächst, 100, 200 und mehr Fuss Höhe und nicht selten 3, 4, selbst 10 Fuss Durchmesser erreicht. Die Seitenzweige des aufrechten Hauptstammes haben eine entschiedene Neigung, in scheinbaren mehrgliedrigen Quirlen sich zu entwickeln, was besonders bei den Araucarien und Abietineen entschieden hervortritt; hier bezeichnet jeder Astquirl den Schluss einer Vegetationsperiode; in diesen Fällen pflegen die horizontal abstehenden Aeste erster Ordnung gern in einer horizontalen Ebene sich zu verzweigen, indem sie scheinbar opponirte Zweige zweiter Ordnung bilden; bei Araucarien und Abiesarten ist diess besonders auffallend, weniger bei den Taxineen, bei Pinusarten haben die Zweige erster Ordnung noch die Neigung, mehrgliedrige Quirle (in senkrechter Ebene) zu bilden. Von diesen sehr regelmässigen und einfachen Verzweigungsformen entfernen sich die Cupressineen am weitesten, aber bei ihnen wird der Habitus oft, zumal bei Thuja und Thujopsis durch die Form der jüngeren Zweigsysteme eines Stammes bestimmt; sämmtliche Zweige eines Astes entwickeln sich in einer entweder senkrechten oder horizontalen Ebene, die Sprosse verschiedener Ordnung zeigen verschiedenes Längenwachsthum, der Art, dass ein Zweigsystem von 3—4 Sprossordnungen einen bestimmten Gesammtumriss gewinnt, der einem gefiederten Blatte um so mehr ähnlich ist, als die Blätter selbst hier sehr klein und den Axen angedrückt sind (über

Thujopsis vergl. Mohl, Verm. Schr. 22). Bei Taxodium ahmen kleinere Zweige mit ihren alternirend horizontalen Blättchen und ihrem begrenzten Längenwachsthum ein einfach gefiedertes Blatt nach; die Blattähnlichkeit wird noch gesteigert dadurch, dass sich der ganze Zweig im Herbst an der Basis ablöst und sammt seinen Blättern als Ganzes abfällt. Noch auffallender und verwickelter gestalten sich alle diese Verhältnisse bei Phyllocladus. Das eben Gesagte soll übrigens den Anfänger nur auf diese Dinge aufmerksam machen, die er leicht im Wald oder Garten weiter verfolgen kann; für eine eingehendere Darstellung ist hier kein Raum.

Die Blätter (abgesehen von den Geschlechtsblättern) sind bei derselben Pflanze entweder sämmtlich Laubblätter, so bei Araucaria, Juniperus, Thuja u. a., oder es werden an bestimmten Stellen und periodisch mit den Laubblättern wechselnd auch häutige Schuppen gebildet, die dann als Umhüllung der ruhenden Knospe dienen, wie bei den Abietineen; unter diesen zeichnet sich, wie erwähnt, Pinus dadurch aus, dass die verlängerten und verholzenden, dauernden Axen sämmtlich nur Niederblattschuppen bilden, in deren Axeln die mit Laubblättern (Nadeln) besetzten Kurztriebe (Nadelbüschel) entstehen. — Die Laubblätter der Coniferen sind mit wenigen Ausnahmen klein und um so zahlreicher, je kleiner sie sind; ihr Umriss ist immer sehr einfach, nicht gefiedert oder getheilt, nur bei Salisburia ist eine Andeutung der Dichotomie vorhanden. Bei vielen, zumal den Abietineen, Taxus, Dacrydium Araucaria sind die Blätter nadelförmig, schmal, lang, zugespitzt, oft von rundlichem oder viereckigem Querschnitt; bei den Podocarpen werden sie breiter, lanzettlich, bei Damara gross eiförmig, bei Salisburya breit keilförmig; bei Thuja sind sie sehr klein, verhältnissmässig aber breit, der Axe angeschmiegt. Bei vielen Coniferen, zumal den Cupressineen, Taxus, Araucarien u. a. laufen die Blattbasen an der Axe hinab, die äusseren Blattspuren überziehen den Zweig mit einer grünen Schicht blattähnlichen Gewebes, das erst später durch Periderm- und Borkebildung entfernt wird. — Die Blätter sind meist vieljährig und die Pflanzen immergrün, bei Larix und Taxodium distichum fallen sie im Herbst ab. Die Blattstellung ist bei den Abietineen, Taxineen, Araucarien u. a. spiralig, bei den Cupressineen stehen die Blätter in zwei- bis fünfzähligen alternirenden Quirlen, bei Thuja z. B. decussirt (vierreihig), bei Juniperus sind die Quirle drei- bis fünfzählig; bei Dammara sind nach Geyler die Blätter paarig und die Paare schraubig angeordnet.

Die Blüthen der Coniferen sind immer diclinisch; entweder monöcisch, wie bei den Abietineen, oder diöcisch, wie bei Taxus, Salisburia, Juniperus. Sie sind niemals am Hauptstamm terminal, wie bei den Cycadeen, selbst die grösseren verholzenden Zweige tragen selten terminale Blüthen, diese erscheinen vielmehr an kleinen Laubsprossen letzter Ordnung terminal oder an grösseren Laubsprossen höherer Ordnung axillär; bei Thuja z. B. treten männliche und weibliche Blüthen am Scheitel kleiner, kurzer Laubsprosse auf, bei Taxus und Juniperus erscheinen sie dagegen in den Laubblattaxeln grösserer Sprosse; gewöhnlich sind die männlichen viel zahlreicher als die weiblichen; bei Abies pectinata erscheinen beide auf der Unterseite der Sprosse höherer Ordnung am Gipfel hoher Bäume, beide in den Axeln von Laubblättern, die weiblichen einzeln an einem Spross, die männlichen zu vielen; bei Picea ist die weibliche Blüthe terminal an einem längeren Laubspross; die Blüthen von Pinus treten an Stelle der kleinen Laubzweige (Blätterbüschel) in den Axeln der Niederblätter fortwachsender Holztriebe auf, die männlichen meist zahlreich, die weiblichen gewöhnlicher einzeln, in abnormen Fällen gleich jenen gehäuft und zuweilen wächst die Blüthenaxe vegetativ weiter, einen durchwachsenen Zapfen bildend.

Die Blüthe der Coniferen theilt mit der der Cycadeen die Eigenschaft, dass die Blüthenaxe, soweit sie mit zahlreichen Staub- oder Carpellblättern besetzt ist, sich verlängert, die Geschlechtsblätter sind schraubig gestellt und die ganze Blüthe nimmt die Form eines Zapfens an, der aber hier meist viel kürzer ist als bei den Cycadeen; nur der reife weibliche Zapfen erreicht oft namhafte Dimensionen. Ganz verwerflich ist es, die männliche Blüthe ein Kätzchen (Amentum) zu nennen, da dieses Wort den Blüthenstand einer bestimmten Abtheilung der Dicotylen (der Amentaceen) bezeichnet. Da die Natur der weiblichen Blüthe

noch insofern streitig ist, als Manche sie für eine Inflorescenz halten, so mag es eher gelten, wenn man sie eine Aehre nennt, obwohl ich diese Anschauung nicht theile.

Die männliche Blüthe der Coniferen besteht immer aus einer Axe, die unten mehrere laubartige oder schuppenförmige Blättchen trägt, oben aber mit zahlreichen Staubblättern besetzt ist und endlich mit nacktem Scheitel schliesst. Die unteren Blätter der Blüthenaxe könnten, zumal wenn sie zart sind und die jungen Staubblätter knospenartig umhüllen, mit einem Perigon verglichen werden.

Den Cycadeen stehen bezüglich der Staubblätter die Cupressineen am nächsten; hier erheben sie sich auf dünnen Stielen und breiten sich dann schildförmig aus; auf der Unterseite trägt der Schild zwei bis sechs der Länge nach aufspringende verhältnissmässig grosse Pollensäcke von rundlicher Form, die dem Staubblatt nur mit ziemlich schmaler Basis aufsitzen; ähnlich verhält sich Taxus, wie Fig. 305 zeigt; die Staubblätter haben hier eine auffallende Aehnlichkeit mit den Sporangienträgern der Equiseten; die Wand der Pollensäcke ist sehr zart und bei den Cupressineen nach Schacht (im reifen Zustand) nur aus einer Zellenschicht gebildet. Diesem Typus schliessen sich wohl auch die Staubblätter der Araucarien an, ihr Stiel ist hier länger, der schildförmige Theil verhältnissmässig kleiner, er trägt aber zahlreiche Pollensäcke, welche am Schild entspringend unterhalb des Stiels in zwei Lagen übereinander dicht beisammen liegen, sie sind viel länger als bei den vorigen und springen der Länge nach auf. Bei den Abietineen hat das Staubblatt schon mehr Aehnlichkeit mit den gewöhnlichen Formen der Angiospermen; der untere Theil (Fig. 303 *A*) bildet ein zartes Filament, das vorn in eine kleine schildförmige Ausbreitung übergeht; es sind nur zwei Pollensäcke vorhanden, die rechts und links vom Schildchen aus am Filament hinablaufen; sie öffnen sich mit schiefer oder gerader Längsspalte auf der freien Unterseite und ihre Wand ist nach Schacht zweischichtig.

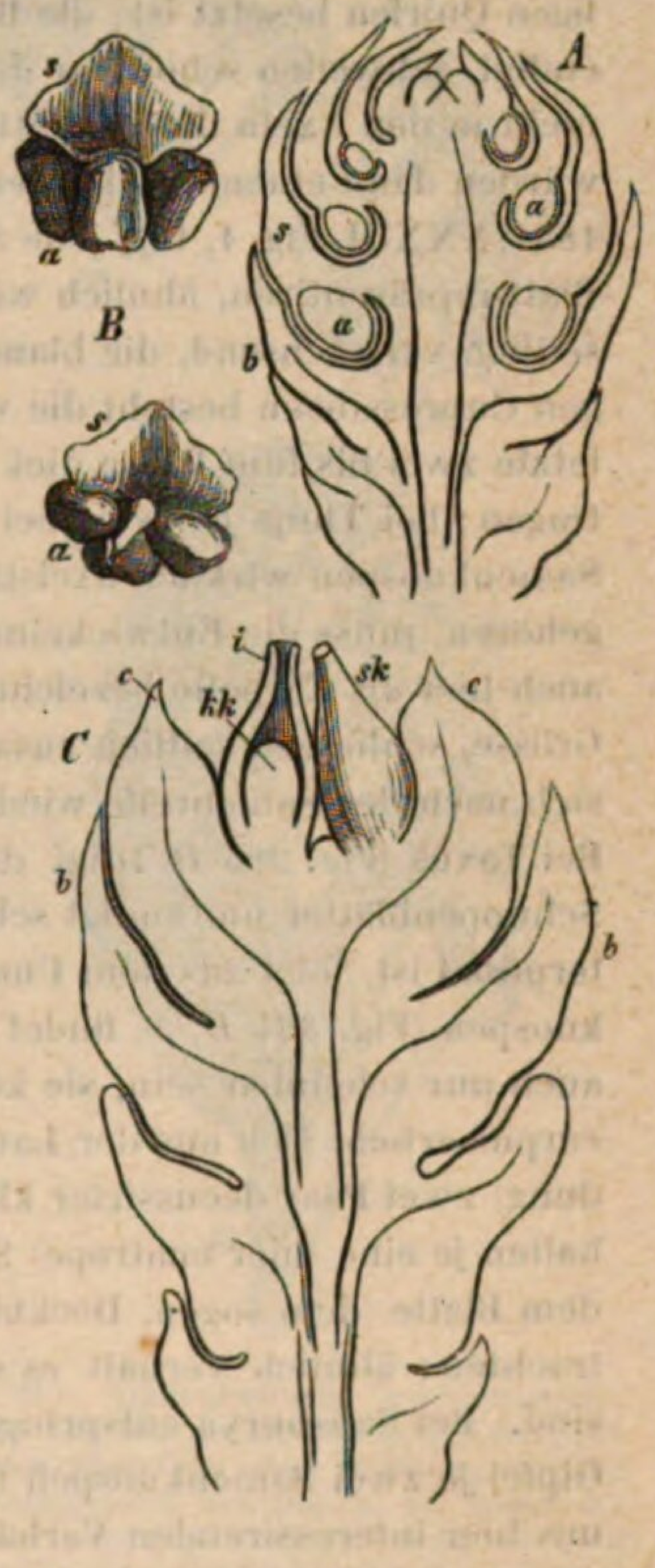


Fig. 312. Juniperus communis; *A* Längsschnitt der männlichen Blüthe, *B* ein Staubblatt von vorn und aussen (die obere Fig.) und eines von innen und hinten (die untere Fig.) gesehen; *C* Längsschnitt der weiblichen Blüthe. — *a* die Pollensäcke, *s* die schildförmige Lamina des Staubblattes, *b* untere Blätter der Blüthenaxe, *c* Carpelle, *sk* Samenknospe, *kk* Knospenkern, *i* das Integument. (*A* und *C* etwa 12mal vergr.).

Der Bau der weiblichen Blüthe ist noch vielfach zweifelhaft und jedenfalls bei verschiedenen Abtheilungen wenigstens äusserlich sehr verschieden; im Allgemeinen besteht die weibliche Blüthe aus einer Axe, die mehrere oft zahlreiche Blattgebilde trägt, die Samenknospen sind scheinbar an dieser Axe terminal oder scheinbar axelständig oder einem scheinbar axillären Träger aufgesetzt; wären sie wirklich terminal oder wirklich axillär, so müsste man sie für metamorphosirte Sprosse halten, eine Annahme, die desshalb sehr unwahrscheinlich ist, weil die Samenknospen der nahe verwandten Cycadeen entschiedene Blattgebilde (Fiederblättchen der Carpelle) sind und weil auch bei der Mehrzahl der Angiospermen die Blattnatur der Samenknospe ganz ausser Zweifel steht; es ist nun aber nicht anzunehmen, dass in einem so überaus wichtigen morphologischen Verhältniss innerhalb der Phanerogamen eine wesentliche Verschiedenheit obwalten sollte; ich kann mich daher den Ansichten Eichlers (Flora 1863 p. 532) nicht anschliessen, glaube vielmehr, dass man einstweilen, bis ganz bestimmte Gegenbeweise aus der Entwickelungsgeschichte und aus Missbildungen vor-

liegen, die Analogie festhalten und auch hier die Blattnatur der Samenknospen provisorisch annehmen muss. Die Zweifel über die wahre Stellung der Samenknospen führen natürlich auch zu Zweifeln über das, was man hier ein Carpell zu nennen habe, was zumal bei den Abietineen auffallend hervortritt.

Auf eine weitläufige Discussion kann ich natürlich hier, wo es sich um die Belehrung des Anfängers handelt, nicht eingehen, ich beschränke mich daher auf einige einzuschiebende Bemerkungen.

Bei Juniperus besteht die weibliche Blüthe aus einer Axe, die mit alternirend dreizähligen Quirlen besetzt ist; die Blätter des letzten Quirls, über welchem die Axe als Wärzchen endigt, schwellen schon vor der Befruchtung an (Fig. 312 *c*), die drei Samenknospen scheinen nicht in den Axeln dieser Blätter (Carpelle) zu stehen, sondern mit ihnen zu alterniren, sie würden dann einem dreiblätterigen Quirl entsprechen (Vergl. auch Hofmeister, Vergl. Unters. 1851. XXXIII. Fig. 1, 16), jede Samenknospe also ein ganzes aus der Blüthenaxe entspringendes Blatt repräsentiren, ähnlich wie bei den Primulaceen. Die drei dicken Blätter bilden später, seitlich verwachsend, die blaue Wacholderbeere, zuweilen bleiben sie offen. — Bei den übrigen Cupressineen besteht die weibliche Blüthe aus einer Axe mit decussirten Blättern, deren letzte zwei bis fünf Paare dick anschwellen und scheinbar in ihren Axeln die Samenknospe tragen; bei Thuja je zwei, bei Cupressus viele (Vergl. auch Callitris Fig. 304). Ob diese Samenknospen wirklich axelständig sind, oder, was wahrscheinlicher ist, der Blattbasis angehören, muss die Entwickelungsgeschichte noch zeigen. Die betreffenden Blätter, die man auch hier als Carpelle bezeichnen kann, entwickeln sich bei der Samenreife zu bedeutender Grösse, schliessen seitlich zusammen, verholzen und verhüllen so die Samenknospen, um sich nach der Samenreife wieder von einander abzulösen und die Samen zu entlassen. — Bei Taxus (Fig. 305 *D*) trägt die weibliche Blüthenaxe unten zahlreiche schraubig gestellte Schuppenblätter und endigt scheinbar in die Samenknospe; dass diese aber nicht nothwendig terminal ist, folgt aus dem Umstand, dass man zuweilen auch seitliche, aber kleinere Samenknospen (Fig. 304 *D, x*) findet; demnach könnte die Stellung der terminalen Samenknospe auch nur scheinbar sein, sie könnte gleich jenen dem nächsten Blatt angehören. Bei Podocarpus erhebt sich aus der Laubblattaxel ein kleiner Spross, der (nach Schnitzlein's Abbildung) zwei Paar decussirter kleiner Blättchen trägt; die oberen sind leer, die unteren enthalten je eine (hier anatrope) Samenknospe, die also scheinbar axillär ist, aber ebenso gut dem Blatte (dem sogen. Deckblatt) entspringen kann, letzteres ist alsdann als Carpell zu betrachten; ähnlich verhält es sich bei Phyllocladus, wo aber die Samenknospen aufrecht sind. Bei Salisburya entspringen aus Laubblattaxeln lange stielartige Träger, deren jeder am Gipfel je zwei Samenknospen trägt; aus Schnitzlein's Abbildung ist weiter nichts über die uns hier interessirenden Verhältnisse zu ersehen.

Am meisten gehen wohl die Ansichten über die Stellung der Samenknospen bei den Abietineen auseinander. An der Axe des weiblichen Zapfens stehen in spiraliger Stellung zahlreiche kleine Blätter (Fig. 313 *c*), die man gewöhnlich als Deckblätter bezeichnet; scheinbar in der Axel eines jeden derselben entspringt eine breite, dicke, später verholzende schuppenförmige Excrescenz, an deren Grunde rechts und links zwei Samenknospen entstehen, ihre Micropyle der Axe des Zapfens zukehrend; diese Träger der Samenknospen werden von vielen Botanikern Carpelle genannt und zugleich als axelständig bezeichnet, was sich offenbar widerspricht, da ein Carpell (Blatt) nicht in der Axel eines anderen Blattes stehen kann. Die Natur dieses Gebildes (der samentragenden Schuppe) ist es nun, die hier zweifelhaft ist. Nach Braun und Caspary wäre die samentragende Schuppe entstanden durch Verwachsung zweier, an einem sonst verkümmernden Axelspross inserirter Blätter. Diese Ansicht setzt zunächst voraus, dass die Schuppe ein axilläres Gebilde sei; dagegen ist nun aber zu bemerken, dass sie (bei Abies pectinata) gleich bei ihrem ersten Erscheinen nicht axillär ist, sondern als eine Protuberanz des sogen. Deckblattes (*c*) auftritt; dieses Verhalten ist sehr deutlich.

Aus dieser Protuberanz sprossen später die Samenknospen hervor. Ich bin daher ge-

neigt, die samentragende Schuppe weder für ein Blatt, noch für einen Zweig, sondern einfach für eine Excrescenz des sogen. Deckblattes zu halten, dieses letztere wäre somit das eigentliche Carpell und die Schuppe weiter nichts als eine mächtig entwickelte Placenta; in diesem Falle aber ist die Axe des Zapfens eine blosse Blüthenaxe, der Zapfen selbst nicht eine Inflorescenz, sondern eine einfache Blüthe, die nach dem einfachen Plan der männlichen Abietineenblüthe gebaut ist. In dieser Ansicht bestärkt mich die Beschreibung, welche H. v. Mohl von dem Uebergang eines weiblichen Zapfens von Pinus alba (Verm. Schr. p. 53) in eine männliche Blüthe giebt; der untere Theil des Zapfens zeigte seine sogen. Deckblätter in Staubblätter verwandelt, auf deren Unterseite Pollensäcke sassen, der obere Theil war wie bei einem normalen Zapfen; zwischen beiden fanden sich Uebergänge der Art, dass in dem Maasse, als das »Deckblatt« mehr und mehr zum Staubblatt wurde, die samentragende Schuppe und die Samenknospen umso mehr verkümmerten. Dieses Verhalten wird sehr begreiflich, wenn man die Samenschuppe als einen Theil des sogen. Deckblattes auffasst, dieses ist dann das Carpell, welches, wenn es sich in ein Staubblatt umwandelt, aufhört Samenknospen zu bilden.[1] — Diese meine Ansicht weicht weit ab von den bisher geltend gemachten und zumal auch von der durch Braun und Caspary vertretenen. Ich habe dagegen zu bemerken, dass die samentragende Schuppe bei Abies pectinata, wo ich sie im Winter vor der Blüthezeit untersuchte, bestimmt keine axilläre Stellung hat, dass sie also bestimmt nicht aus Blättern eines axillären Sprosses bestehen kann. Was ferner Caspary's durchwachsene Zapfen von Pinus Larix betrifft, so sind seine gerade den entscheidenden Punct betreffenden Worte entweder unklar, oder wenn sie sensu stricto zu nehmen sind, so beweisen sie eher, dass bei den beobachteten Abnormitäten dem Verschwinden der Schuppe die Entwickelung eines wirklichen Axelsprosses parallel lief (man vergl. Caspary in Ann. des sc. nat. 1860. T. XIV. p. 202 die Worte: Formae intermediae magis jam progressae altius positae squamam omnino dimidiatam et partes, quae basi in statu priori adhuc cohaerebant, latius separatas, minores, oblongas, subtrapezoides, superne, oblique truncatas, angulis rotundatis et saepius apice latiores quam basi exhibuerant, q u a e s q u a m a e n e v e s t i g i u m q u i d e m g e m m u l a r u m t u l e r u n t, ita ut carpella vix amplius vocari licuerit, **sed inter partes earum et axim primarium** (dies ist die unklare Stelle) jam gemma foliifera, res maximi momenti, foliis squamiformibus instructa, nata erat« u. s. w.).

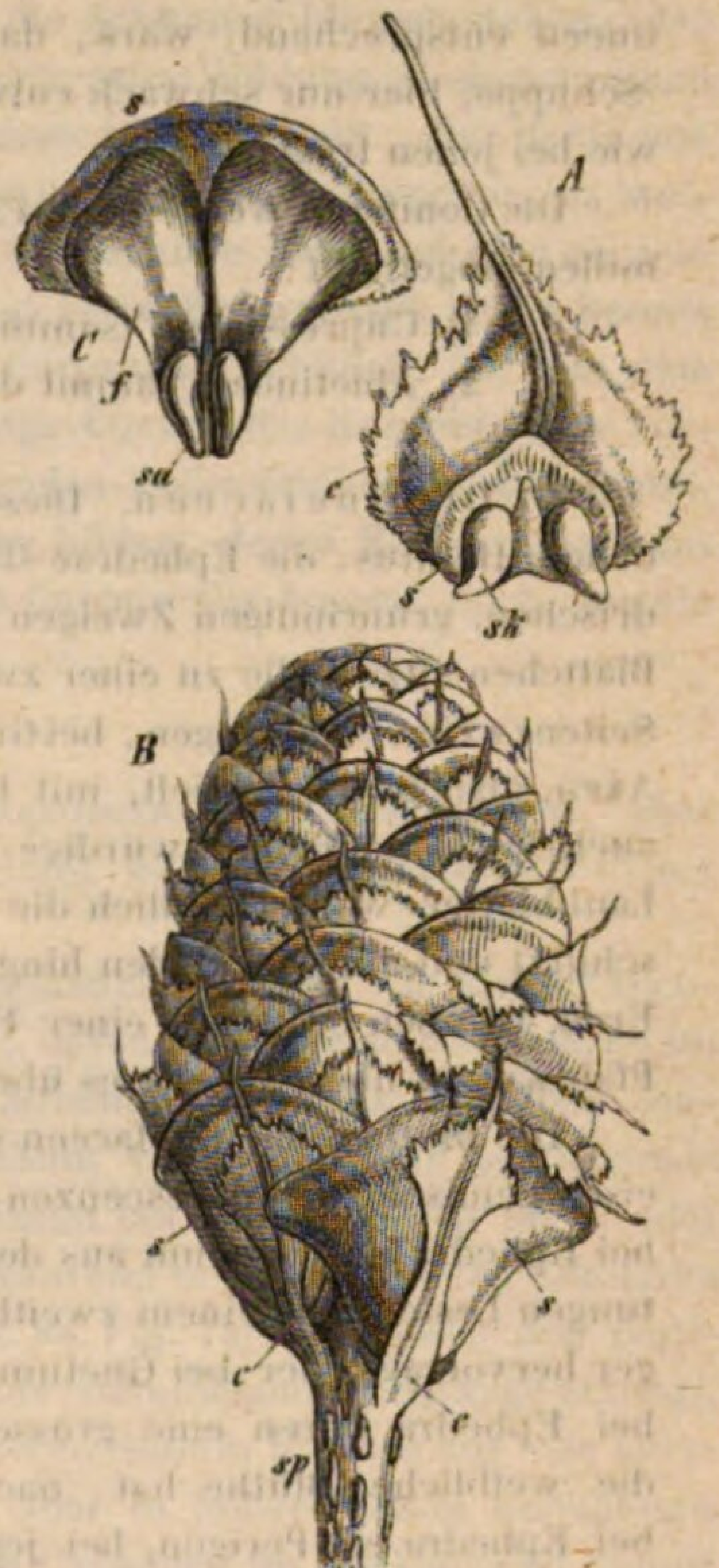


Fig. 313. Abies pectinata (nach Schacht): *A* ein von der weiblichen Blüthenaxe abgelöstes Blatt von oben gesehen, mit der samentragenden Schuppe *s*, an dieser die Samenknospen *sk* (vergr.); *B* oberer Theil der weiblichen Blüthe (des Zapfens) im ausgewachsenen Zustande; *sp* Spindel des Zapfens (Blüthenaxe), *c* Blätter derselben, *s* die sehr vergrösserten samentragenden Schuppen. — *C* eine reife samentragende Schuppe *s* mit den beiden Samen *ss* und deren Flügeln *f* (verkleinert).

An der Axe des Zapfens der Araucarien, den ich nicht aus eigener Anschauung kenne, sitzen Gebilde, die äusserlich den Samenschuppen der Abietineen ähnlich sind, und deren

1) Mohl (Verm. Schr. 33) beschreibt einen analogen Fall von Chamaerops humilis, dessen geschlossene Carpelle auf der Aussenseite Pollensäcke, an ihren Rändern Samenknospen bildeten.

jedes eine, mit der Micropyle der Axe zugewendete Samenknospe trägt. Die sogen. Schuppe umhüllt den reifenden Samen; die sogen Deckblätter der Abietineen fehlen hier (der gewöhnlichen Annahme nach). Nach den Darstellungen Eichler's (Flora 1862 Nr. 24), der freilich eine ganz andere Ansicht vertritt, liesse sich der Sachverhalt etwa so auffassen, dass die sogen. Samenschuppe hier selbst das stärker entwickelte Carpell (dem »Deckblatt« der Abietineen entsprechend) wäre, dass die bei den Abietineen so stark entwickelte Placenta (Schuppe) hier nur schwach entwickelt ist, und nur eine Samenknospe in ähnlicher Stellung wie bei jenen trägt.

Die Coniferen werden von Carrière (Traité général des conifères. Paris 1855) in vier Familien eingetheilt:

1) Cupressineen (sammt den Sequoien), 3) Podocarpeen,
2) Abietineen (sammt den Araucarien, 4) Taxineen.

C. Die Gnetaceen. Diese Abtheilung umfasst drei Gattungen von auffallend verschiedenem Habitus: die Ephedrae sind Sträucher ohne Laubblätter, mit dünnen langen, cylindrischen, grünrindigen Zweigen, an deren Gliederungen je zwei opponirte, winzig kleine Blättchen sitzen, die zu einer zweizähnigen Scheide verwachsen und aus deren Axeln die Seitenzweige entspringen; bei Gnetum sind die Blätter ebenfalls opponirt an den gegliederten Axen, aber gross, gestielt, mit breiter, lanzettlicher Lamina und fiederiger Nervatur. Die auch sonst sehr merkwürdige Welwitschia mirabilis endlich besitzt überhaupt nur zwei Laubblätter (wahrscheinlich die Cotyledonen) von ungeheurer Grösse; sie sind im Alter zerschlitzt und auf dem Boden hingestreckt: der Stamm bleibt kurz, ragt nur wenig aus der Erde, ist oben breit mit einer Furche über den Scheitel und geht rübenartig unten in die Pfahlwurzel über. (Weiteres über diese sonderbare Pflanze siehe in Flora 1863. p. 459.)

Die Blüthen der Gnetaceen sind eingeschlechtlich in diöcischen (Ephedra) oder monöcisch gemischten Inflorescenzen; diese haben eine scharf umgrenzte Form und entspringen bei Ephedra und Gnetum aus den opponirten Blattaxeln. Die männliche Blüthe dieser Gattungen besteht aus einem zweitheiligen kleinen Perigon, in dessen Mitte ein stielartiger Träger hervorragt, der bei Gnetum oben zweitheilig ist und zwei zweifächerige Antheren, bei Ephedra deren eine grössere Zahl in ein Köpfchen zusammengedrängt trägt. Auch die weibliche Blüthe hat (nach Eichler, Flora 1863. p. 463, 531) bei Gnetum, wie bei Ephedra ein Perigon, bei jener flaschenförmig, bei dieser dreitheilig; es umhüllt eine Samenknospe von centraler Stellung, die bei Ephedra ein, bei Gnetum zwei Integumente besitzt, deren inneres griffelartig verlängert ist. Die genauere Morphologie dieser Blüthen ist noch zweifelhaft. — Bei Gnetum besteht die aus der Laubblattaxel entspringende Inflorescenz aus einer gegliederten Axe mit verticillirten Blättern, in deren Axeln die Blüthen, männliche und weibliche, angehäuft sind. — Die Inflorescenzen von Welwitschia mirabilis sind dichotomisch verzweigte Cymen von fast einem Fuss Höhe; sie entstehen oberhalb der Insertion der beiden mächtigen Blätter im Umkreis des breiten Stammscheitels. Die Zweige der Inflorescenzen sind stielrund, gegliedert, entspringen aus den Axeln der Hochblätter und tragen kleine, aufrechte, länglich cylindrische Zapfen; diese sind mit 70—90 breit eirunden, vierreihig dicht übereinander stehenden Schuppenblättern besetzt, in deren Axen die einzelnen Blüthen sitzen, männliche und weibliche auf verschiedene Zapfen vertheilt. Die männlichen Blüthen sind scheinbar hermaphrodit, besitzen ein Perigon von zwei Paar decussirten Blättchen; die unteren sind ganz frei, sichelförmig gekrümmt, spitz, die oberen breit spatelförmig und an der Basis in eine zusammengedrückte Röhre verwachsen. Innerhalb dieser Röhre finden sich sechs am Grunde monadelphisch verwachsene Staubgefässe, mit cylindrischen Trägern und endständigen kugeligen, dreifächerigen Antheren, die über den Scheitel mit einer dreischenkeligen Spalte aufspringen; die Pollenkörner sind einfach (?) und elliptisch. Das Centrum der Blüthe nimmt eine einzige, aufrechte, orthotrope (atrope), mit breiter Basis sitzende Samenknospe ein, ohne weitere Umhüllung als ein einfaches Integument, das in eine griffelähnliche Röhre mit scheibenförmig ausgebreitetem Rand ausgezogen

ist; dem Knospenkern fehlt jedoch der Embryosack, er ist steril. — Bei den weiblichen Blüthen ist das Perigon schlauchförmig, stark zusammengedrückt, etwas geflügelt und ganz ungetheilt; jede Andeutung männlicher Organe fehlt; die Samenknospe (hier natürlich mit Embryosack) ist gänzlich vom Perigon umschlossen und von derselben äusseren Form wie die in der männlichen Blüthe, nur mit dem Unterschied, dass die ausgezogene Spitze des Integuments bloss einfach zerschlitzt, nicht aber tellerartig ausgebreitet ist. — Zur Reifezeit wird der Zapfen gegen zwei Zoll lang und scharlachroth; die Schuppen bleiben stehen, das Perigon vergrössert sich beträchtlich und wird breit geflügelt, seine Höhlung ist oben in einen feinen Canal verengert, durch den die Spitze des Integuments hindurchgeht. Der Same von derselben Form wie die unbefruchtete Samenknospe enthält reichlich Endosperm, in welchem der dicotyle Embryo axil liegt; er ist an seinem Wurzelende dick und hier an dem sehr langen, schraubig gewundenen Embryoträger befestigt. — Im Embryosack findet bereits vor der Befruchtung Endospermbildung statt, es werden Corpuscula gebildet, die aus dem Embryosack zu 20—60 herauswachsen und in canalartige Lücken des Knospenkerns vordringen; dann werden sie von den ihnen entgegenwachsenden Pollenschläuchen befruchtet, worauf sich im unteren Theil der Corpuscula die Vorkeime bilden, deren Embryoträger bis drei Zoll lang werden (gewunden); bei 2—8 befruchteten Corpusculis kommt doch nur ein Embryo zur Ausbildung (Flora l. c.)

A n h a n g über d i e G e w e b e b i l d u n g der Gymnospermen. Aus dem reichen, aber noch nicht gesichteten Material will ich hier nur Einzelnes, was zur Charakteristik dieser Abtheilung beiträgt, aphoristisch hervorheben.

D i e F i b r o v a s a l s t r ä n g e[1]) verhalten sich im Allgemeinen ähnlich wie die der Dicotylen: es ist ein System gemeinsamer Stränge vorhanden, deren absteigende Blattspuren im Stamm sich in einen Kreis ordnen, wo durch Interfascicularcambium ein geschlossener Cambiumring entsteht, der nun das dauernde Dickenwachsthum vermittelt; der aufsteigende Schenkel jeder Blattspur, der in's Blatt selbst ausbiegt, nimmt bei den Cycadeen mehr oder minder den Charakter eines geschlossenen Stranges an, während er im Blatt vieler Coniferen wenigstens das Ansehen eines offenen Stranges behält (p. 86. Fig. 78). — Ausser den Blattspuren werden im Stamm der Coniferen und Ephedra keine (stammeigenen) Stränge erzeugt, bei den Cycadeen aber und bei Welwitschia treten im älteren Stamm Stränge auf, die allerdings nur Abzweigungen der Blattspurstränge sind, sich aber in hohem Grade unabhängig von diesen weiter entwickeln; so kommen bei manchen Cycadeen im Markgewebe dünne, isolirte Stränge vor, in der Rinde aber entwickelt sich bei manchen ein System dicker Strangzweige, die im Alter sogar einen oder mehr scheinbare Holzringe in der Rinde bilden können. Nach der unklaren Schilderung Hooker's finden sich in der Rinde von Welwitschia Stränge, die einer den ganzen Stamm umhüllenden Meristemschicht ihre Entstehung verdanken. — Die Coniferen, wie erwähnt, besitzen bloss gemeinsame Stränge, deren Blattspurstränge durch eine Anzahl Internodien hinabsteigen und sich dann einseitswendig, oder auch indem sie sich in zwei Schenkel spalten, nach beiden Seiten hin an ältere, tiefere Blattspurstränge anlegen. — Die Blätter erhalten bei den Coniferen, wo sie schmal sind, nur einen Fibrovasalstrang aus dem Stamm, der sich dann gewöhnlich in dem Blatt in zwei neben einander hinlaufende Hälften spaltet (p. 86), sind die Blätter breiter, so treten zwei (Salisburya, Ephedra) oder selbst drei Stränge (Phyllocladus) ein; bildet das Blatt eine flache, breite Lamina, wie bei Salisburya, Dammara, so verzweigen sich die Stränge in dieser, ohne aber netzartige

1) Mohl: Bau des Cycadeenstammes (Verm. Schr. p. 195). — Kraus: Bau der Cyc.-Fiedern (Jahrb. f. w. Bot. IV. p. 329). — Geyler: Ueber Gefässbündelverlauf bei Coniferen (ibid. VI. p. 68). — Thomas: Vergl. Anat. des Conif.-Blattes (ibid. IV. p. 43). — Mohl: Ueber die grossen getüpfelten Röhren von Ephedra (Verm. Schr. 269). — Hooker über Welwitschia (übers. in Flora 1863. p. 474). — Dippel: Histologie der Coniferen (Bot. Zeitg. 1862 und 1863). — Rossmann: Bau des Holzes (Frankfurt a. M. 1865).

Anastomosen zu bilden; bei Salisburya sind sie hier wiederholt dichotomisch verzweigt. Diese Stränge bilden bei den Coniferen in der Lamina meist keine hervortretenden Nerven, sie verlaufen vielmehr mitten im Blattgewebe. In die mächtigen beiden Laubblätter von Welwitschia treten zahlreiche Bündel ein, deren parallele Verzweigungen in der mittleren Gewebeschicht verlaufen. Auch in die grossen gefiederten Blätter der Cycadeen treten mehrere Stränge ein, die innerhalb der Stammrinde fast horizontal bogig verlaufen und im Blattstiel, wenn dieser dick ist, sich in zahlreiche starke Bündel spalten, die auf dem Querschnitt zierlich angeordnet sind (bei Cycas revoluta z. B. in Form eines umgekehrten Ω); sie verlaufen parallel in der Spindel des gefiederten Blattes und geben Zweige in die Pinnen ab, wo sie entweder in der mittleren Gewebeschicht parallel (Dioon) oder dichotomirend (Encephalartos) verlaufen, bei Cycas aber einen unten vorspringenden Mittelnerven bilden. — Der Verlauf der Stränge im Blatt zeigt demnach entschiedene Aehnlichkeit mit dem vieler Farne.

Der Holzkörper des Stammes entsteht aus den absteigenden, anfangs völlig isolirten Blattspuren, die aber bald durch Cambiumüberbrückungen der Markverbindungen zu einem geschlossenen Ring (Cylindermantel) verschmelzen. Der primäre Xylemtheil, die sogen. Markscheide, welche aus den Xylembündeln der einzelnen Blattspuren besteht, enthält bei allen Gymnospermen, so wie bei den Dicotylen, lange und enge Gefässe mit ringförmigen oder spiraligen Verdickungsbändern, weiter nach aussen treten netzförmig verdickte oder leiterförmige Gefässe auf. Das secundäre, vom Cambiumring nach dem Aufhören des Längenwuchses erzeugte Holz besteht bei den Cycadeen und Coniferen aus langen, prosenchymatisch in einander geschobenen Tracheïden (vergleiche p. 96) mit wenigen gehöften, grossen Tüpfeln, die wenigstens im späteren Holz meist kreisrund sind; zwischen diesen Tracheïden (p. 26) und den Spiralgefässen der Markscheide finden sich alle möglichen Uebergangsformen. Das secundäre Holz der Cycadeen und Coniferen unterscheidet sich von dem der Dicotylen auffallend dadurch, das es nur aus dieser einen prosenchymatischen[1]) Zellform zusammengesetzt ist, dass ihm die weiten getüpfelten, kurzgliedrigen Gefässe fehlen, welche die dichte, engzellige Holzmasse der Dicotylen durchsetzen. In jüngeren Cycadeenstämmen haben die Tracheïden mit breiten gehöften Tüpfeln, also mit mehr oder minder leiterförmiger Wand keine geringe Aehnlichkeit mit den langen prosenchymatischen Gefässzellen der Gefässkryptogamen und diese Aehnlichkeit erstreckt sich selbst auf die Tracheïden der Coniferen, insofern diese entschieden prosenchymatisch sind, wenn auch die geringere Zahl und runde Form der gehöften Tüpfel schon weiter von jenen abweicht (vergl. p. 26—28). Gewöhnlich sind die gehöften Tüpfel der Coniferen nur auf der den Markstrahlen zugekehrten Wandfläche entwickelt, in einer oder zwei Reihen, bei Araucaria auch in mehreren und hier dicht gedrängt. — Wie die Gnetaceen sich in ihrem Blüthenbau und Habitus den Dicotylen annähern, so auch im Bau des secundären Holzes; bei Ephedra finden sich in diesem neben den gewöhnlichen Tracheïden im inneren Theil der Holzringe weite Gefässröhren, deren Glieder aber durch schiefe Querwände getrennt, also noch prosenchymatisch und mit mehreren rundlichen Löchern durchbrochen sind; ihre Seitenwände zeigen gehöfte Tüpfel, wie die Tracheïden; sie zeigen schlagend, dass die echten Gefässe im secundären Holze der Dicotylen mit den aus prosenchymatischen Gliedern bestehenden Gefässen der Gefässkryptogamen durch Uebergänge verbunden sind (p. 97). — Dem Holz der Welwitschia sollen die Tracheïden mit doppelt gehöften Tüpfeln ganz fehlen, dafür soll es dickwandige »poröse Gefässe« führen.

Die Xylemstrahlen des secundären Holzkörpers sind bei den Coniferen sehr schmal, oft nur eine Zelle breit; ihre Zellen sind stark verholzt und mit geschlossenen Tüpfeln den benachbarten Tracheïden angelagert. Bei den Cycadeen sind die Xylemstrahlen breiter und ihr Gewebe gleicht mehr dem Parenchym des Markes und der Rinde; vermöge ihrer Zahl und Breite erscheint der ganze Holzkörper locker, seine prosenchymatischen Elemente auf dem Tangentialschnitt stark hin und her gebogen. Der Phloëmtheil der

1) Holzparenchym wird nicht oder in geringer Menge gebildet.

Fibrovasalmassen der Gymnospermen ist dem der Dicotylen ähnlich; er ist meist aus echten, starkverdickten Bastfasern, Cambiform, Gitterzellen und parenchymatischen Elementen zusammengesetzt, die bei den Coniferen nicht selten in wechsellagernden Schichten gebildet werden. Im Allgemeinen herrscht der Weichbast vor.

Das Grundgewebe im Stamm der Gymnospermen wird durch den Holzring in Mark und in primäre Rinde geschieden. Beide sind bei den Cycadeen sehr mächtig entwickelt, zumal das Mark, und bestehen aus echtem Parenchym, während der Holzkörper an Masse sehr zurücktritt. Auch bei Welwitschia scheinen die parenchymatischen Gewebe vorzuwiegen, ihre überwiegende Masse dürfte aber aus dem erwähnten Meristemmantel des Stammes entstehen. Bei dieser so merkwürdigen Pflanze findet sich in allen Organen eine grosse Zahl der sogen. Spicularzellen zerstreut; sie sind spindelförmig oder verzweigt, sehr stark verdickt, in ihrer Zellhaut sind zahlreiche schön ausgebildete Krystalle dicht neben einander eingebettet.

Das parenchymatische Grundgewebe der Coniferen tritt mit zunehmendem Alter des Stammes (und der Wurzel) sehr zurück; mit Ausnahme des hier dünnen Markes besteht der Stamm schliesslich ganz aus den Producten des Cambiumringes, da die primäre Rinde, später sogar die äusseren immer nachwachsenden Schichten der secundären Rinde zur Borkebildung verbraucht werden. Bei den Cycadeen, deren Dickenwachsthum unbedeutend ist, tritt auch die Korkbildung sehr zurück, bei Welwitschia scheint sie (Flora 1863. p. 475) ganz zu fehlen (?).

Saftführende Intercellulargänge sind bei den Gymnospermen sehr verbreitet; ihr Bau ist im Allgemeinen der auf p. 73 und p. 112 erläuterte. Bei den Cycadeen durchziehen sie alle Organe in grosser Zahl und enthalten Gummi, welches auf Querschnitten in dicken zähen Tropfen ausquillt; bei den Coniferen dagegen enthalten sie Terpentinöl und Harz; sie finden sich hier im Mark des Stammes, im ganzen Holzkörper und in der primären und secundären Rinde, sowie auch in den Blättern (p. 86) verbreitet, immer der Längsrichtung der Organe folgend, gleich den Gummigängen der Cycadeen; bei vielen Coniferen mit kurzen Blättern finden sich in diesen aber auch rundliche Harzdrüsen (Callitris, Thuja, Cupressus, nach Thomas); bei Taxus fehlen die Harzgänge gänzlich.

Die Laubblätter der Cycadeen und Coniferen sind mit einer meist stark cuticularisirten derben Epidermis überzogen, in der sich zahlreiche Spaltöffnungen mit je zwei Schliesszellen finden. Bei den ersteren sind sie mehr oder weniger tief eingesenkt, nur auf der Unterseite der Lamina vorhanden und hier entweder ordnungslos zerstreut oder reihenweise zwischen den Nerven angeordnet (Kraus). — Die Schliesszellen liegen auch bei den Coniferenblättern nach Hildebrand (Bot. Zeitg. 1860. p. 149) immer in die Epidermis eingesenkt, es ist somit immer ein Vorhof der Spaltöffnung vorhanden (vergl. p. 85). Die Spaltöffnungen sind bei den Coniferen entweder auf beiden oder nur auf einer Seite des Blattes entwickelt; ist dieses breit (Dammara, Salisburya) so sind sie ordnungslos zerstreut, sind die Blätter aber nadelförmig, so liegen sie meist in Längsreihen, auch auf den grossen Blättern der Welwitschia sind sie reihenweise geordnet — Ihre derbe Beschaffenheit verdanken die Cycadeen und Coniferenblätter einer oft mächtig entwickelten subepidermalen Hautschicht (p. 86), die aus stark verdickten, häufig langen, faserartigen, der Oberfläche parallel liegenden Zellen besteht (Hypoderm, Kraus), im Blatt von Welwitschia besteht dieses Hypoderma aus lockerem, saftigem, von Faserbündeln durchzogenem Gewebe (Flora 1863. p. 490), welches durch eine Masse von Spicularzellen Festigkeit gewinnt. — Das Chlorophyllgewebe der Blätter liegt unter den subepidermalen (hypodermen) Schichten und ist bei den Cycadeen und breiteren Coniferenblättern auf der Oberseite als sogen. Pallisadengewebe entwickelt, d. h. seine Zellen sind senkrecht zur Blattfläche verlängert und dicht gedrängt; bei den Gattungen Pinus, Larix, Cedrus zeigen die chlorophyllhaltigen Zellen die schon p. 68 erwähnten Einfaltungen der Haut. — Die mittlere Schicht des Blattgewebes, in welcher auch die Fibrovasalstränge verlaufen, ist bei den Gymnospermen gewöhnlich eigenthümlich ausgebildet; bei den Cycadeen und Podocarpeen besteht sie aus quer zur Blattaxe und zu den Strängen gestreckten, den



Fig. 314. Pinus Pinaster; zwei Zellen des farblosen Parenchyms in der Umgebung des Fibrovasalstranges des Blattes; bei *t t* die tüpfelähnlichen Bildungen im Durchschnitt, bei *t'* von der Fläche aus gesehen.

Blattflächen parallelen Zellen, die grosse Intercellularräume übrig lassen (Querparenchym, Thomas); in den Nadeln der Abietineen wird der gespaltene Fibrovasalstrang von einem farblosen Gewebe umhüllt, welches gegen das umgebende Chlorophyllgewebe (Fig. 78 *g b* p. 86) scharf abgegrenzt ist. Es ist parenchymatisch und durch die zahlreichen eigenthümlichen tüpfelähnlichen Bildungen, die übrigens auch an den gefalteten Wänden des Chlorophyllgewebes vorkommen, ausgezeichnet. Diese in Fig. 314 mit *t* bezeichneten Gebilde werden von den Schriftstellern einfach als Tüpfel bezeichnet; sie sind bei flüchtiger Betrachtung den gehöften Tüpfeln allerdings ähnlich; ihre Entwickelung ist unbekannt, aber die fertigen Zustände scheinen eher darauf hinzuweisen, dass hier die einfache Zellhautlamelle zwischen zwei benachbarten Zellen sich stellenweise in zwei Lamellen spaltet und dass die getrennten Lamellen dann stärker in die Fläche wachsen und sich so nach innen vorwölben, indem sie einen linsenförmigen Raum einschliessen; gewöhnlich zeigt die vorgewölbte Stelle ein oder zwei einfache kleine Tüpfel, vielleicht sind es wirkliche Löcher (*t'* Fig. 313).

Abtheilung *B* der Phanerogamen.

Die Angiospermen.

Diese Abtheilung der Phanerogamen umfasst die Monocotylen und Dicotylen, die in so vielen und so wichtigen morphologischen Verhältnissen übereinstimmen, dass eine ausgedehntere gemeinsame Behandlung derselben zweckmässig erscheint.

1) Auch hier mag die Darstellung mit der Morphologie der unmittelbaren Befruchtungsapparate und mit der Embryobildung beginnen [1]. — Mit der durch den Namen der Abtheilung angedeuteten Entstehung der Samenknospen im Inneren eines durch Verwachsung von Fruchtblättern (Carpellen) entstandenen Fruchtknotens (Ovariums) ist zunächst die Thatsache nothwendig verbunden, dass bei der Bestäubung der Pollen nicht mehr, wie bei den Gymnospermen, unmittelbar durch die Micropyle auf die Kernwarze der Samenknospe gelangt, dass vielmehr die männlichen Befruchtungszellen auf den als Narbe ausgebildeten oberen Theil der Carpelle übertragen werden. Hier, oft weit entfernt von den Samenknospen, die sie zu befruchten haben, keimen die Pollenkörner, ihr Pollenschlauch durchdringt das Narbengewebe und durchwächst den nicht selten mit lockerem Zellgewebe erfüllten Griffelcanal der Carpelle um in die Fruchtknotenhöhle und zu den Samenknospen zu gelangen; er dringt mit seinem fortwachsenden Scheitel in die Micropyle derselben ein und trifft endlich mit dem Embryosack zusammen.

1) Neben den zahlreichen Arbeiten Hofmeister's, Schacht's, Tulasne's, Radlkofer's u. A. lege ich hier besonders folgende Abhandlungen Hofmeister's zu Grunde: Neuere Beob. über Embryobildung der Phanerog. (in Jahrb. f. wiss. Bot. I. 82.) und »Neue Beiträge u. s. w.« (in Abhandl. d. k. Sächs. Gesellsch. d. Wiss. VI u. VII).

Während im Blüthenbau der Angiospermen eine weit ausholende Vorbereitung zur Befruchtung zumal zur Bestäubung sich ausspricht, sind dagegen die Vorbereitungen sowohl im Pollenkorn als im Embryosack denen der Gymnospermen gegenüber vereinfacht.

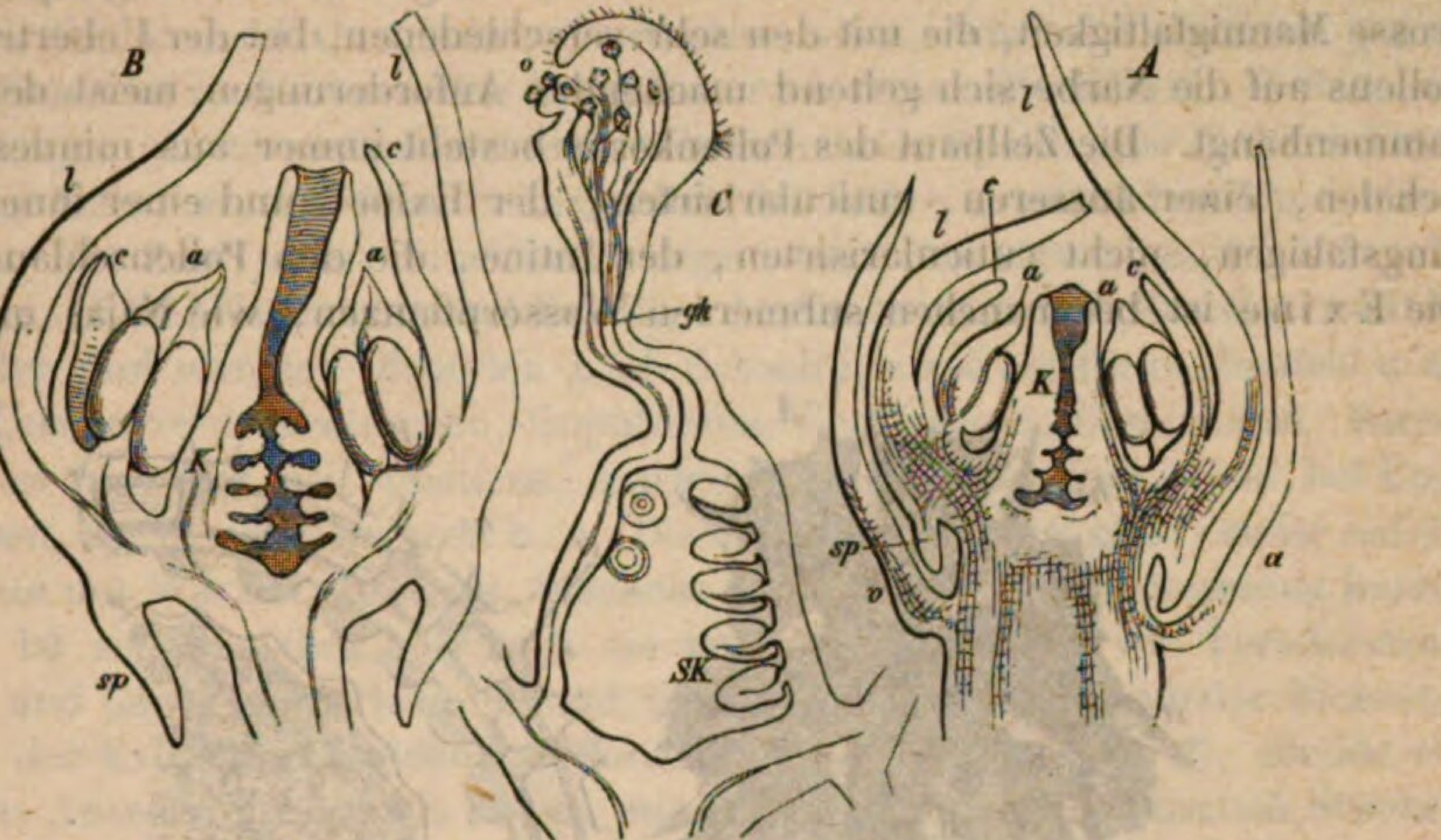


Fig. 315. Viola tricolor: *A*, *B* Blüthenknospen von verschiedenem Alter im Längsschnitt; *C* das Gynaeceum einer Blüthe nach der Bestäubung, weit weniger vergrössert als *A* und *B*: *sk* Samenknospen im einfächerigen Fruchtknoten, *gk* der Griffelcanal, *o* die Oeffnung des Narbenkopfes; in der Höhlung desselben Pollenkörner mit Schläuchen. — *v v* Vorblätter der Blüthe, *l* Kelch, *c* Corolle, *a* Staubblätter, *k* Carp ll, *sp* der spornähnliche Fortsatz der Kelchblätter.

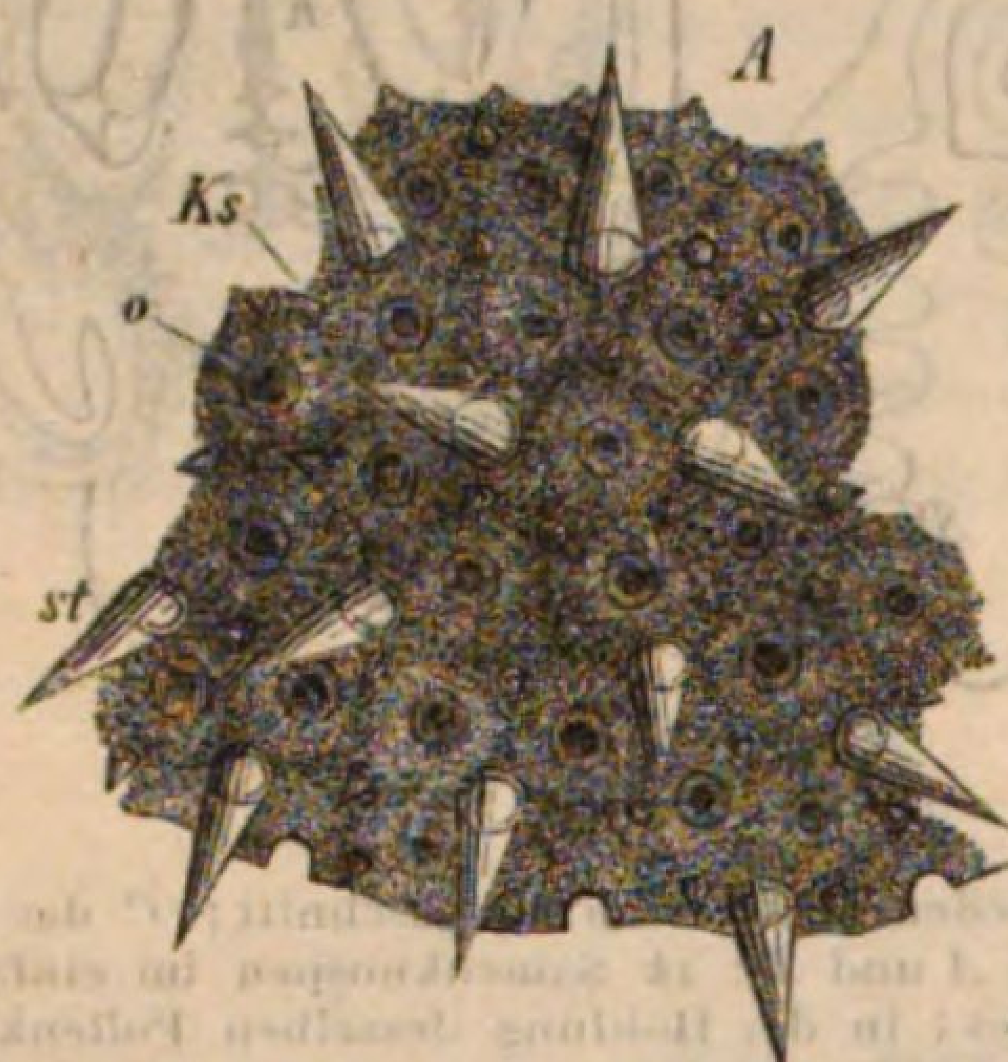
Das reife Pollenkorn der Angiospermen erfährt keine Theilung mehr, es bleibt einzellig, der Pollenschlauch entwickelt sich unmittelbar als Ausstülpung der Intine; die Exine wird dabei (seltene Ausnahmen wie Thunbergia alata etwa abgerechnet) nicht abgestreift. — Eben so wie die Theilungen vor der Bildung des Schlauches unterbleibt in diesem selbst auch die freie Zellbildung, die bei den Coniferen als eine letzte rudimentäre Andeutung der Spermatoidzellen aufgefasst werden konnte. — Der Inhalt der Pollenzelle wandert in den an der Spitze fortwachsenden Schlauch, jene wird so entleert; der Schlauch selbst stirbt von hinten her ab, während sein vorderes Ende der Samenknospe entgegenwächst; die Haut des Schlauches, anfangs ziemlich dünn, wird zur Zeit seines Zusammentreffens mit dem Embryosack oft durch Quellung rasch verdickt, während das Lumen sich in entsprechendem Maasse verengt; möglich, dass dadurch ein Druck auf den flüssigen Inhalt geübt wird, der seinen Uebertritt in den zu befruchtenden Embryosack erleichtert.



Fig. 316. Viola tricolor: Pollenkörner *A* und *B* von aussen gesehen, *C* im optischen Durchschnitt, *D* ein Korn mit ausgewachsenem Pollenschlauch; *a* die Austrittstellen der Intine, wo die Exine Spalten bildet.

Das Wachsthum des Pollenschlauchs ist zuweilen sehr rasch; zwischen der Bestäubung der Narbe und dem Eintreffen des Schlauchs in der Micropyle vergehen

bei den Gräsern oft nur 5—7 Stunden, bei Crocus unter günstigen Verhältnissen 24 Stunden; in anderen Fällen ist es träg, wie bei Arum maculatum, wo es fünf Tage und den Orchideen, wo es bis zehn Tage und mehr braucht; in anderen Fällen können selbst Wochen und Monate vergehen. Die äussere Form der reifen Pollenkörner und die Structur ihrer Zellhaut zeigt bei den Angiospermen eine grosse Mannigfaltigkeit, die mit den sehr verschiedenen, bei der Uebertragung des Pollens auf die Narbe sich geltend machenden Anforderungen meist deutlich zusammenhängt. Die Zellhaut des Pollenkorns besteht immer aus mindestens zwei Schalen, einer äusseren, cuticularisirten, der Exine, und einer innern, quellungsfähigen, nicht cuticularisirten, der Intine, die den Pollenschlauch bildet. Die Exine ist bei manchen submersen Wasserpflanzen, wie Najas und Zostera



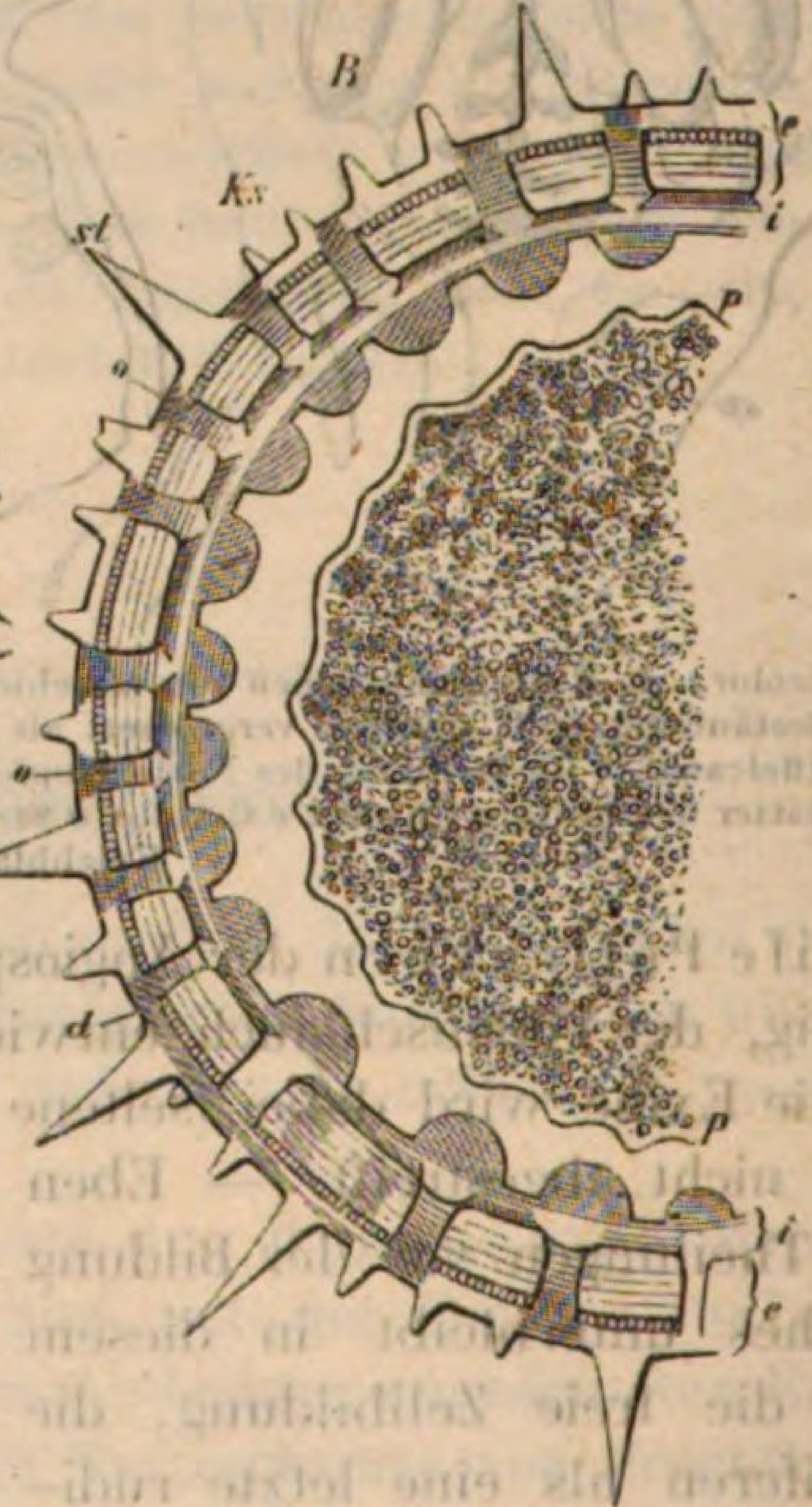




Fig. 317. Fig. 318.

Fig. 317. Pollenkorn von Epilobium angustifolium im optischen Durchschnitt: *a a a* die Austrittstellen für die Intine *i*, die dort verdickt ist, während sich die Exine *e* daselbst verdünnt. (500).

Fig. 318. Pollenkorn von Althaea rosea: *A* ein Stück der Exine von aussen gesehen, *B* die Hälfte eines sehr dünnen äquatorialen Durchschnitts des Korns: *st* grosse Stacheln, *ks* kleine Stacheln der Exine, *o* Löcher der Exine; *e* die Exine, *i* die Intine; *p* der Protoplasmakörper des Pollenkorns von der Intine zurückgezogen. (800).

sehr dünn, bei letzterer ist das reife Pollenkorn 60—80mal so lang als dick (Hofmeister), und das darin enthaltene Protoplasma zeigt strömende Bewegung. Häufig ist die Exine stärker verdickt und zwar entweder gleichmässig und continuirlich (wie bei Canna, Phrynium, Strelitzia, Musa, Alpinia, Persea)[1]) oder noch öfter sind mehr oder minder scharf umgrenzte, bestimmt geformte Stellen der Exine für den Austritt des Pollenschlauchs der Intine besonders organisirt; entweder sind dies nur dünnere Längsstreifen an der Exine, die sich am trockenen Pollenkorn einfalten (Gladiolus, Yucca, Helleborus) oder von der verdickten In-

1) Diess und das Folgende mehrfach nach Schacht in Jahrb. f. wiss. Bot. II, 149.

tine warzenartig hinausgedrängt werden (Epilobium, Oenothera), oder es sind wirkliche Löcher, cylindrische Canäle in der Exine vorhanden, durch welche Pollenschläuche austreten können (Malvaceen Fig. 318). Wenn die Zahl dieser Austrittsstellen geringer ist, so sind die grossen Löcher der Exine durch Deckel von derselben Substanz geschlossen, es sieht dann aus, als ob durch einen Kreisschnitt ein Stück der Exine herausgeschnitten wäre, wie bei Cucurbita (p. 34) oder die Exine ist im Umkreis des Deckels nur verdünnt (Passiflora). Selten, wie bei Thunbergia (p. 36) verlaufen dünnere Streifen oder Spalten der Exine schraubig um das Korn, so dass diese beim Quellen der Intine in schraubige Bänder zerreisst. — Die Zahl jener verschieden organisirten Austrittstellen ist bei jeder Pflanzenart, oft bei Gattungen und Familien bestimmt: eine bei der Mehrzahl der Monocotylen und wenigen Dicotylen (nach Schacht), zwei bei Ficus, Justicia u. a., drei bei Onagrarieen, Proteaceen, Cupuliferen, Geraniaceen, Compositen, Borragineen, vier bis sechs bei Impatiens, Astrapaea, Alnus, Carpinus, viele bei Convolvulaceen, Malvaceen, Alsineen u. a. Die Exine ist seltener glatt, meist auf der Aussenseite mit Warzen, Höckern, Stacheln in verschiedenster Anordnung besetzt (p. 23). Ist sie sehr dick, so lässt sie zuweilen Schichten von verschiedener Structur und Consistenz erkennen und nicht selten treten in radialer Richtung, die Dicke der Exine durchsetzend, Differenzirungen auf (Fig. 318 *B*), die ihr zuweilen das Ansehen geben, als ob sie aus stabförmigen, prismatischen Stücken, oder wabenartig verbundenen Lamellen u. s. w. bestünde; diese Structurverhältnisse erinnern an die des Exosporiums der Marsilien und Pilularien und beruhen wie diese wahrscheinlich auf einer sehr weit gediehenen radialen Streifung der Exinesubstanz, vielleicht mit späterer Auflösung der weichen Areolen und Streifen und Verhärtung der dichteren Stellen (p. 31). Auf derartige Ursachen dürften sich Schacht's Pallisadenkörper und andere Bildungen der Exine zurückführen lassen.

Die Intine des Pollenkorns ist eine gleichmässig dicke, innen und aussen glatte Haut, wenn bestimmte Austrittstellen für den Pollenschlauch an der Exine nicht existiren, wie bei Canna, Musa, Strelitzia (Schacht), oder sie ist ungleichförmig dick, wobei die Verdickungsmasse nach innen vorspringt; wird die Exine an den Austrittstellen allmählich dünner, so schwillt die Intine daselbst mehr und mehr an (Yucca, Gladiolus u. a.), sind dagegen scharf umschriebene Austrittslöcher mit oder ohne Deckel vorhanden, so liegt unter jeder Oeffnung der Exine eine halbkugelige Anschwellung der Intine (Fig. 318 *B* und p. 34). Sind die Austrittsstellen durch eine sehr dünne Lamelle der Exine verschlossen, so ragen diese Verdickungen der Intine hier warzenartig vor. Die Verdickungsmassen, aus quellungsfähigem Zellstoff bestehend, treten, bei Aufnahme von Feuchtigkeit, hervor oder sie stülpen sich geradezu um (p. 34) und wachsen nun zum Pollenschlauch aus.

Die zusammengesetzten Pollenkörner kommen dadurch zu Stande, dass entweder nur die vier Tochterzellen (Pollenzellen) einer Mutterzelle mehr oder minder innig vereinigt bleiben, wie die Pollentetraden (Vierlingskörner) vieler Orchideen (Neottia, Epipactis), von Furcroya, Typha, Annona, Rhododendron oder es bleiben die sämmtlichen Nachkommen einer Urmutterzelle ungetrennt und bilden eine Pollenmasse von 8, 12, 16, 32, 36 mit einander verbundenen Pollen-

zellen, wie bei vielen Mimosen und Acacien[1]. In diesen Fällen ist die Exine auf der freien Aussenseite der Theilkörner stärker entwickelt und überzieht das Ganze als continuirliche Haut, von der aus nach innen, zwischen die einzelnen Pollenzellen, nur dünne Leisten sich hineinziehen. Bei den verschiedenen Abtheilungen der Orchideen kommen alle Abstufungen von den gewöhnlichen Pollenkörnern der Cypripedien, durch die Vierlingskörner der Neottieen bis zu den Pollenmassen (Massulae) der Ophrydeen vor, wo die sämmtlichen aus einer Urmutterzelle entstandenen Pollenkörner vereinigt bleiben und so in einem Antherenfach mehrere derartige Massen liegen und endlich bis zu den Lycasten, Corallorrhiza u. a. wo sämmtliche Pollenkörner eines Antherenfaches in parenchymatischem Verbande bleiben. — Die Pollenmassen der Asclepiadeen dagegen bestehen aus getrennten Pollenkörnern, welche nach Schacht durch ein Secret des Antherenfaches, das zu einer Membran verhärtet (?) sackartig umhüllt werden.

Das Verhalten des Embryosackes der Angiospermen ist von dem der Gymnospermen vielfach verschieden. Bei jenen bleibt er bis nach der Befruchtung von einer dicken Lage des Knospenkerngewebes umgeben, er ist dort verhältnissmässig klein und von einer mächtig entwickelten Kernwarze überragt. Bei den Angiospermen zeigt der Embryosack schon vor der Befruchtung ein lebhaftes Wachsthum; er verdrängt das ihn umgebende Gewebe des Knospenkerns gewöhnlich so weit, dass er nur von einer dünnen Lage desselben umgeben bleibt; nicht selten aber tritt sein Scheitel über den Knospenkern hervor, er ragt dann in die Micropyle hinein (Crocus, Labiaten), oder er wächst selbst aus dieser, einen langen Schlauch bildend, hinaus (Santalum album, Schacht). Häufig greift auch der mittlere und untere Theil des Sackes noch weiter um sich, und zerstört selbst Theile der Integumente durch locales Wachsthum. — Die Form des Sackes ist vor der Befruchtung meist länglich, oft schlauchartig (Loranthus), nicht selten unten oder oben beträchtlich erweitert; zuweilen treibt er bei Dicotylen an einzelnen Stellen blinddarmartige Fortsätze, welche in das Gewebe des Integuments eindringen, wie bei manchen Labiaten, Rhinanthus, Lathraea.

Während dieser Wachsthumsvorgänge bleibt der Zellkern des Embryosackes erhalten, sein Saftraum erweitert sich beträchtlich, das Protoplasma überzieht als wandständige Schicht die Innenseite der Haut.

Der wichtigste Unterschied der Angiospermen von den Gymnospermen liegt aber in der Thatsache, dass hier vor der Befruchtung im Embryosack kein Endosperm gebildet wird; wenn man nicht einige in seinem Grunde frei entstehende Zellen, die Hofmeister als »Antipoden der Keimbläschen« bezeichnet, und die nicht immer vorkommen, als eine sehr rudimentäre Andeutung eines solchen betrachten will. Diese Vergleichung der Antipoden der Keimbläschen mit dem Endosperm der Gymnospermen scheint in der That die einzig mögliche zu sein; es würde dem keineswegs widersprechen, dass das bleibende Endosperm unserer Abtheilung erst nach der Befruchtung entsteht und dass dann die genannten Zellen an seiner Bildung sich nicht mehr betheiligen.

Die Eizellen (Keimbläschen) entstehen unmittelbar als freie Tochterzellen des Embryosackes in dessen Scheitelwölbung; die ganze durch die Endospermbildung und die Corpuscula der Gymnospermen gegebene Vermittelung zwischen

1) Rosanoff in Jahrb. f. wiss. Bot. IV, 444.

Embryosack und Eizelle unterbleibt hier (vergl. p. 414). — Die gewöhnliche Zahl der Eizellen in einem Embryosack ist zwei, nicht selten kommen drei zuweilen nur eine vor; als Ausnahmen sind Citrus, Scabiosa und Funkia coerulea mit zahlreichen, erstere mit sehr vielen Eizellen zu nennen. Sie entstehen längere oder kürzere Zeit vor der Befruchtung, d. h. vor dem Eintreffen des Pollenschlauchs in der Micropyle, durch freie Zellbildung innerhalb der Protoplasmaanhäufung, welche die Scheitelwölbung des Sackes erfüllt. Gewöhnlich bleiben sie im Zustand hautloser, kernhaltiger Primordialzellen bis zur Befruchtung; doch kommt es nach Hofmeister vor (bei Nuphar, Tropaeolum, Cheiranthus, Funkia, Crocus), dass sie sich schon vorher mit Zellhaut umkleiden. Ihre Form ist selten kugelig, meist eiförmig, nicht selten lang gestreckt. Gewöhnlich ist eine der Scheitelwölbung des Embryosackes dicht eingeschmiegt, die andere liegt mehr seitlich und entfernter vom Scheitel des Sackes. Die Eizellen innerhalb desselben Sackes zeigen zuweilen verschiedene Ausbildung und Grösse, in diesem Falle ist das der Micropyle oder dem Scheitel fernere das Bevorzugte; bei manchen Arten gehen sie, wenn ihrer mehrere angelegt waren noch vor der Befruchtung bis auf eines (von der letztgenannten Lage) wieder zu Grunde[1]).

Bei manchen Monocotylen (Crocus, Sorghum, Gladiolus, Zea) und einzelnen Dicotylen (z. B. Santalum) scheinen die schlauchartig verlängerten Eizellen aus dem Scheitel des Embryosackes weit hinauszuragen und zeigen dann eine Längsstreifung an ihrer Oberfläche, die Schacht als Fadenapparat bezeichnete und für ein Hilfsorgan der Befruchtung hielt. Hofmeister fasst die Sache anders auf, indem er annimmt, dass die scheinbar aus dem Embryosack hinausragenden Eikörper von einer dünnen Ausstülpung des letzteren umschlossen sind und dass die Streifung eine Sculptur der ausgestülpten Haut des Sackes sei. Für die entsprechenden Verhältnisse bei Santalum album (Jahrb. f. wiss. Bot. IV. Tab. IV) möchte diese Erklärung indessen kaum ausreichen.

D i e B e f r u c h t u n g erfolgt nach Ankunft des Pollenschlauchendes am Embryosack; es scheint dabei fast gleichgiltig, an welcher Stelle es diesen berührt; sehr häufig findet die Berührung entfernt von der befruchtungsfähigen Eizelle statt. Die Haut des Embryosackes wird, vereinzelte Fälle vielleicht ausgenommen, von der Pollenschlauchspitze nicht durchbohrt und auch die scheinbare Durchbohrung, wie sie bei Passiflora alba, Najas major, Canna sich findet, ist nach Hofmeister nicht unwahrscheinlich nur eine tiefe Einstülpung der weicheren Scheitelgegend des Sackes, eine Erweichung die auch sonst nicht selten vorkommt.

»Die erste im Embryosack sichtbar werdende Folge der Befruchtung ist allgemein das Verschwinden des primären Kerns desselben; später, oft nicht lange nachher, wird auch in der Umwandlung eines der Keimbläschen die Wirkung des Pollenschlauchs bemerklich. Es ist ohne Ausnahme das untere, dem Micropyleende des Sackes fernere Keimbläschen, welches als das befruchtete sich zu erkennen giebt. In der Regel erhält es bald nach Ankunft des Pollenschlauchs eine feste Zellhaut, falls es diese nicht schon vor der Befruchtung besass« (Hofmeister).

1) Die oben genannten Verhältnisse lassen noch Zweifel darüber entstehen, ob man ein Recht hat Gebilde, die nicht befruchtet werden, die selbst oft dem ganzen Aussehen nach nur geringe Aehnlichkeit mit der befruchtungsfähigen Eizelle haben, noch als Eizellen zu betrachten.

Sehr häufig noch vor der Theilung der Eizelle und deren Umbildung in den Vorkeim beginnt die Endospermbildung. Bei allen Monocotylen und den meisten Dicotylen entstehen die Endospermzellen durch freie Zellbildung gleichzeitig in grosser Zahl innerhalb des protoplasmatischen Wandbelegs des Sackes; sie sind anfangs kugelig und ohne Zusammenhang unter einander; wenn sie sich vergrössern, können diese primären Endospermzellen den Sack sofort ausfüllen, indem sie seitlich sich berühren und in der Mitte des Sackes zusammentreffen, wie bei den Asclepiadeen, Solaneen, Calendula, oder es entstehen innerhalb der ersten wandständigen Zellenschicht nochmals neue Endospermzellen durch freie Bildung, während jene schon in Vermehrung durch Theilung begriffen sind; sie lagern sich diesen an, bis der ganze Raum des Sackes ausgefüllt ist. Sehr enge, gestreckte Embryosäcke werden schon durch eine einfache Längsreihe freier, heranwachsender Zellen ausgefüllt (Pistia, Arum). Bei einer langen Reihe dicotyler Familien (Loranthaceen, Santalaceen, Aristolochien, Orobanchen, Scrophularineen, Labiaten, Plantagineen, Ericaceen, Campanulaceen u. v. a.) bildet sich nach Hofmeister im eben befruchteten Embryosack eine einzige, verhältnissmässig grosse Zelle, welche einen beträchtlichen Theil desselben vollständig ausfüllt, in der Art, dass gleich beim ersten Sichtbarwerden dieser Zelle ihre Seitenwände der Innenseite des Sackes dicht anliegen. Diese Zelle theilt sich durch eine Scheidewand in zwei Tochterzellen; ein Vorgang, der in den Theilzellen sich stetig wiederholt, bis die volle Zellenzahl des Endosperms erreicht ist. Auch bei Nymphaea, Nuphar, Ceratophyllum, und unter den Monocotylen bei Anthurium kommt etwas Aehnliches vor, indem das obere Ende des Sackes nach der Befruchtung durch eine Querwand sich abscheidet und nur in dem oberen Raume, der auch die Eizellen enthält, weitere, aber freie Zellbildung stattfindet.

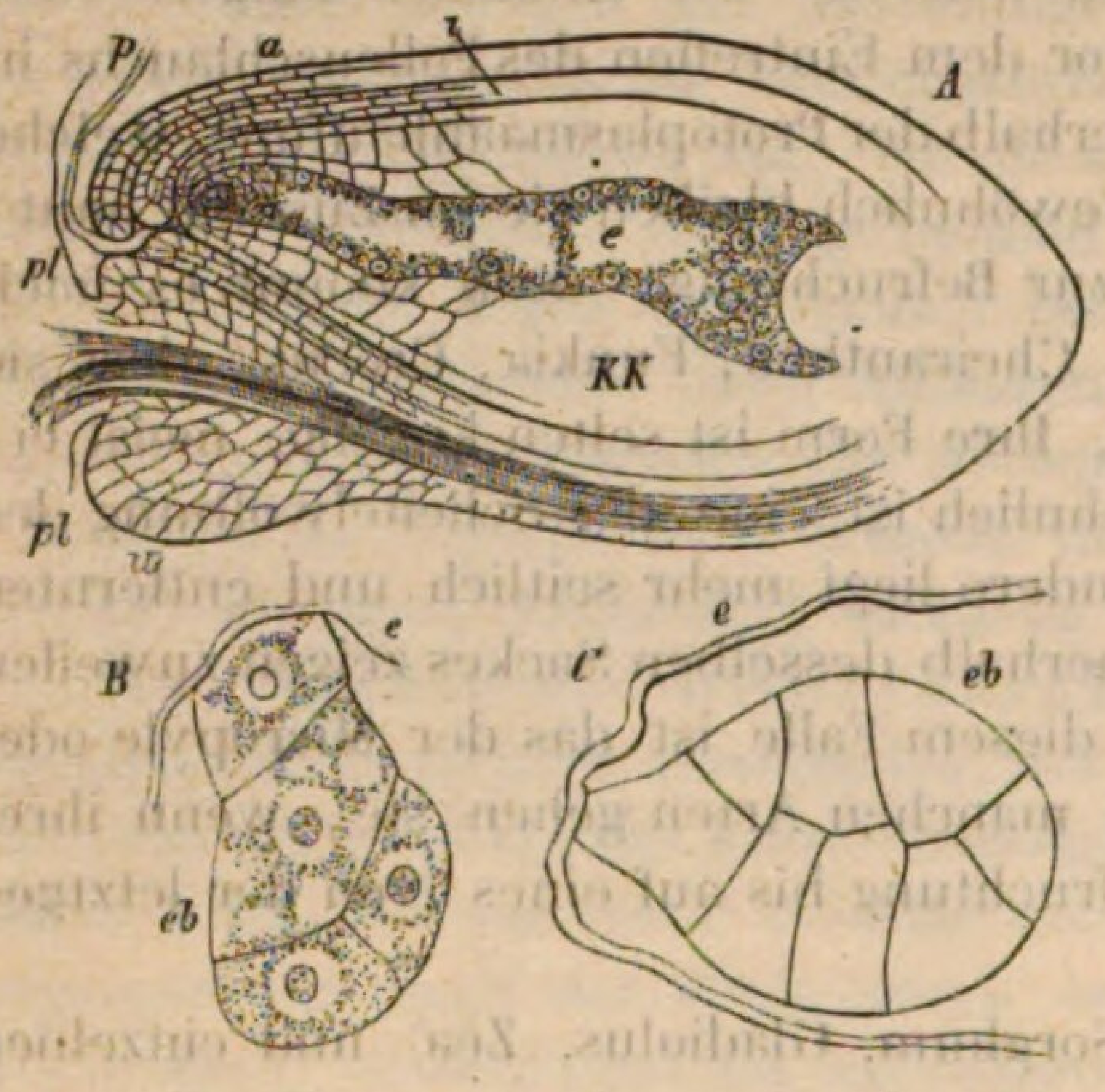


Fig. 319. Viola tricolor: *A* Längsschnitt der anatropen Samenknospe nach der Befruchtung; *pl* die Placenta, *w* Wulst an der Raphe, *a* äusseres, *i* inneres Integument; *p* der in die Micropyle eingedrungene Pollenschlauch, *e* der Embryosack, er enthält (links) den Embryo und zahlreiche junge Endospermzellen. — *B* und *C* die Scheitelwölbung zweier Embryosäcke *e*, mit dem daran gehefteten Embryo *eb*, dessen Embryoträger in *B* zweizellig ist.

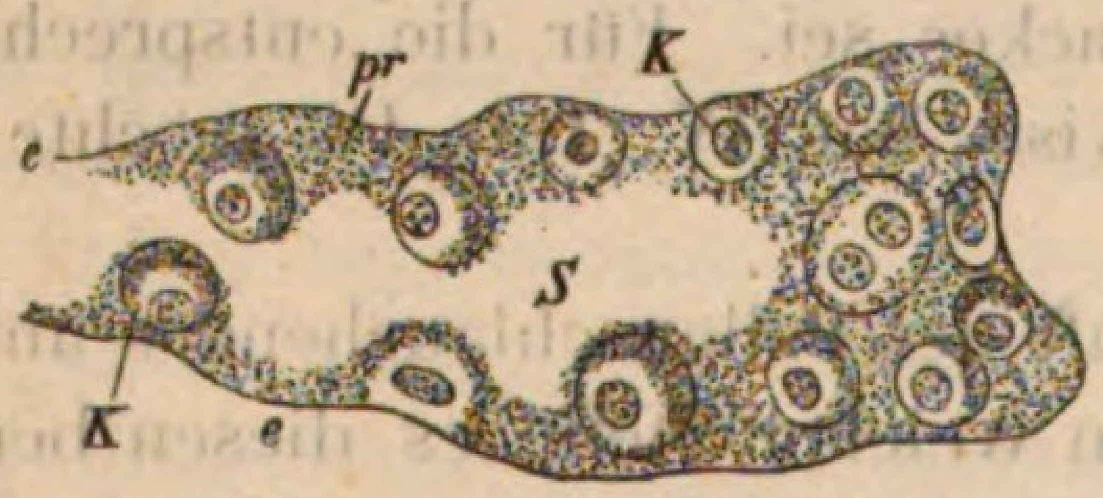


Fig. 320. Viola tricolor, hinterer Theil des Embryosackes; *S* der Saftraum, *e* die Haut desselben, *k* junge Endospermzellen, im Protoplasma *pr* entstanden.

Die »Antipoden der Keimbläschen« verhalten sich bei der Endospermbildung völlig passiv und werden vom Endosperm ein- oder ausgeschlossen (Ranunculaceen, Mirabilis u. a.) oder aufgelöst (Crocus, Colchicum).

Bei manchen Pflanzen, wie Tropaeolum, Trapa, Najadeen, Alismaceen, Potamogetoneen, Orchideen ist die Endospermbildung auf das vorübergehende Er-

scheinen einzelner freier Zellen oder Zellkerne beschränkt, bei Arten von Canna scheint selbst diess zu unterbleiben.

Die Embryobildung aus der befruchteten Eizelle tritt gewöhnlich sehr bald nach dem Eintreffen des Pollenschlauchs am Embryosack ein; in manchen Fällen, zumal bei Holzpflanzen (Ulmen, Eichen, Buchen, Wallnuss, Ahorn, Robinia nach Hofmeister) können aber Tage, selbst Wochen vergehen; bei Colchicum fällt sogar die Winterruhe zwischen das Eintreffen des Pollenschlauchs im September und die Weiterbildung der Eizelle im Mai. — Ebenso wenig wie bei den Gymnospermen wird auch bei den Angiospermen die Eizelle unmittelbar zum Embryo; sie wächst gewöhnlich unter wiederholten Quertheilungen in die Länge, der Längsaxe des Embryosackes folgend, wobei ihr oberes Ende mit diesem innig verwächst; es wird so eine kurze oder lange Zellenreihe gebildet, der Vorkeim oder Embryoträger, dessen dem Grunde des Embryosackes zugewendete Scheitelzelle später die Embryoanlage selbst erzeugt. Einen sehr klaren Fall für diese Verhältnisse bietet Allium Cepa dar, Fig. 14, p. 17. Der Vorkeim bleibt gewöhnlich kurz (Viola) und aus einer Zellenreihe zusammengesetzt, durch intercalare Theilungen kann er aber zuweilen selbst einen massiven Gewebekörper darstellen, wie bei vielen Gräsern, Tropaeolum, Caryophylleen, Cruciferen (Hofmeister). Zuweilen wie bei Funkia cordata (Fig. 321 *F*) bläht sich die basale Vorkeimzelle kugelig auf, in anderen Fällen dagegen, wie bei Loranthus verlängert sich schon die Eizelle vor der Theilung zu einem dünnen, langen Schlauch, dessen Scheitel bis auf den

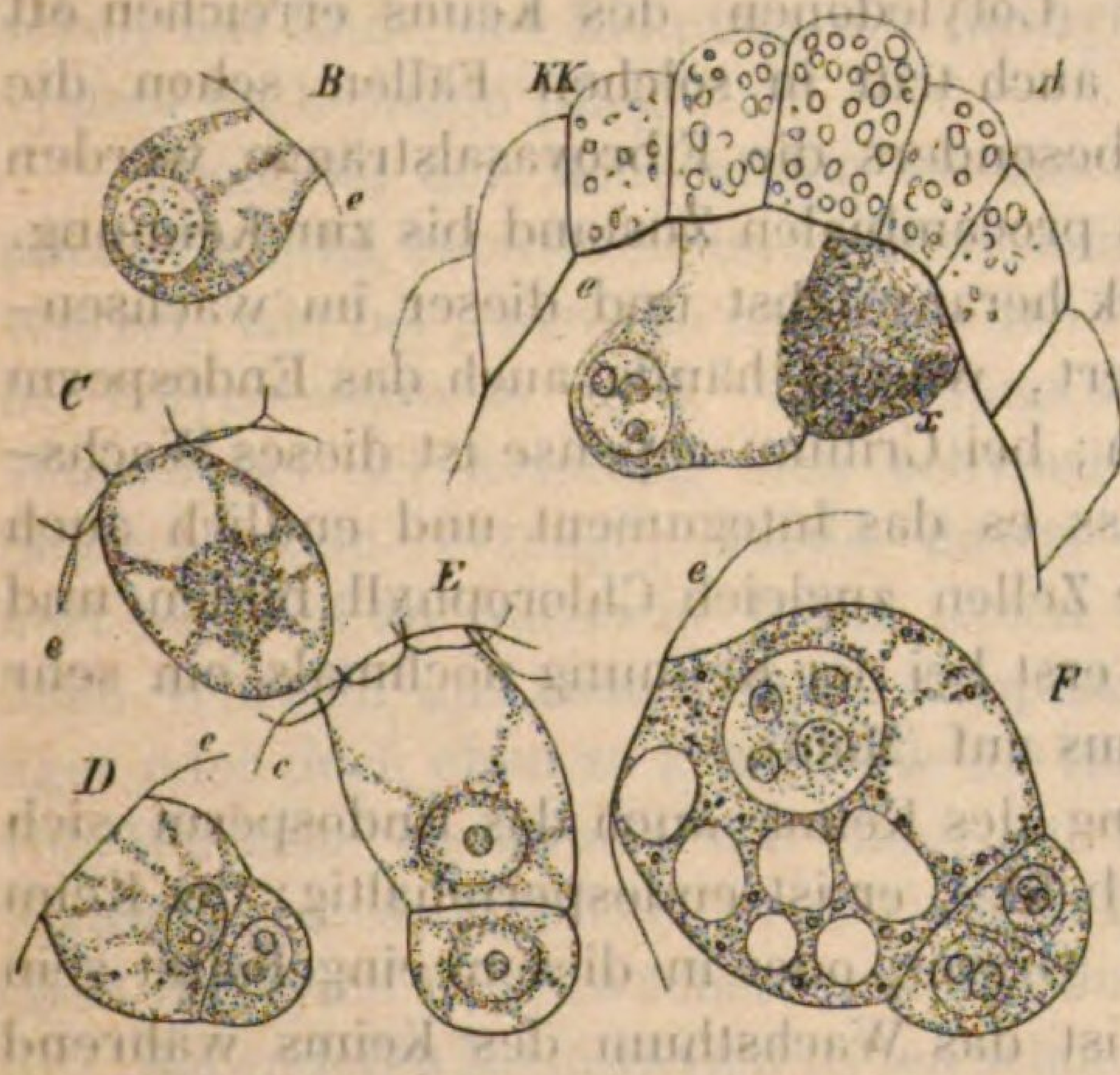


Fig. 321. Funkia cordata: *A* Scheitel des Embryosackes *e* bedeckt mit einer Zellenanlage des Knospenkerns *KK*; *x* das nicht befruchtungsfähige „Keimbläschen", daneben die eigenthümlich geformte Eizelle mit ihrem Kern. — *B*, *C* Eizellen vor, *D*, *E* solche nach der ersten Theilung; *F* der kugelige Vorkeim mit der zweizelligen Embryoanlage. (500).

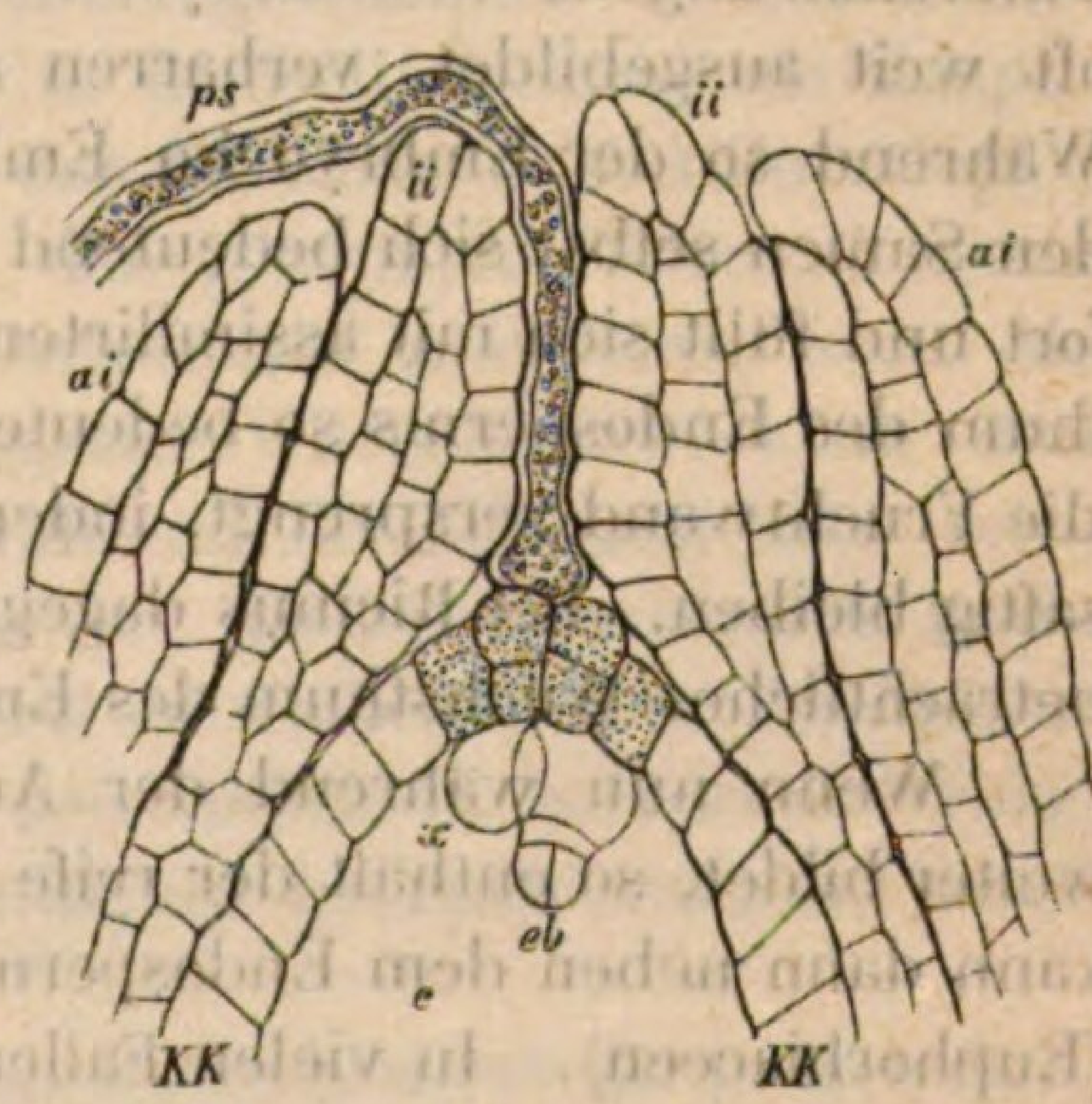


Fig. 322. Funkia cordata: die Micropylegegend der Samenknospe mit dem Pollenschlauch *ps*; *ai* äusseres, *i i* inneres Integument, *k k* Knospenkern, *e* Embryosack, *eb* Embryo, *x* abortirtes Keimbläschen. (200).

Grund des Embryosackes hinabwächst, bevor dort Quertheilungen eintreten und die Embryoanlage gebildet wird. Bei den Dicotylen, deren Endosperm durch Theilung entsteht, ist die schlauchförmige Verlängerung der Eizelle nach der Befruchtung gewöhnlich (Pedicularis, Catalpa, Labiaten).

Die Embryobildung wird in der Scheitelzelle nach meinen Untersuchungen an Allium Cepa, Rheum undulatum, Viola tricolor, Funkia u. a. damit eingeleitet,

dass auf die letzte Quertheilung in der Scheitelzelle plötzlich eine schiefe, steil gegen die Vorkeimaxe geneigte Wand so auftritt, dass sie die letzte Querwand schneidet; darauf folgt eine zweite schiefe, anders gerichtete Wand, welche die vorige schneidet, auf diese (bei Rheum) eine dritte, welche beide schneidet; durch diese drei Theilungen wird eine umgekehrt dreiseitig pyramidale Scheitelzelle, rückwärts umgeben von drei Segmentzellen, gebildet; ob die Scheitelzelle bei Allium zweischneidig wird und nur zwei Segmentreihen bildet, bleibt dahingestellt. Die so gebildete Scheitelzelle ist die Scheitelzelle des embryonalen Stammes, dessen Wachsthumsaxe also mit der des Vorkeims zusammenfällt. Durch weitere Theilungen wird der Embryo bald kleinzellig, ein rundlicher Gewebekörper, der offenbar selbst den jungen Stamm repräsentirt; sein Scheitel ist der dem Vorkeim ab, dem Grunde des Sackes zugewendete Pol, neben welchem bald ein einzelnes scheidiges Blatt (Monocotylen) oder deren zwei als Quirl (Dicotylen) entstehen; bald zeigt sich auch am entgegengesetzten Ende, der Micropyle zugekehrt, die erste Wurzel des Keims,

In manchen Fällen, zumal bei Humusbewohnern und chlorophyllfreien Schmarotzern bleibt der Embryo sehr klein und unentwickelt bis zur Samenreife, so bei den Orchideen, wo er eine kugelige Zellenmasse darstellt; bei Pyrola secunda bleibt er 8—16zellig. Gewöhnlich aber geht seine Entwickelung während der Samenreife viel weiter, der Keim bildet oft eine aus zahlreichen Blättchen zusammengesetzte Knospe und selbst mehrere Wurzelanlagen (Gräser vergl. p. 122.); besonders die ersten Blätter (Cotyledonen) des Keims erreichen oft eine verhältnissmässig enorme Grösse; auch tritt in solchen Fällen schon die Differenzirung in Gewebesysteme ein, besonders die Fibrovasalstränge werden oft weit ausgebildet, verharren aber im procambialen Zustand bis zur Keimung. Während so der Embryo im Embryosack heranwächst und dieser im wachsenden Samen selbst sich bedeutend erweitert, wächst häufig auch das Endosperm fort und füllt sich mit assimilirten Stoffen; bei Crinum capense ist dieses Wachsthum des Endosperms so bedeutend, dass es das Integument und endlich auch die Fruchtwand zersprengt, indem seine Zellen zugleich Chlorophyll bilden und saftig bleiben. Bei Ricinus dagegen tritt erst bei der Keimung nochmals ein sehr beträchtliches Wachsthum des Endosperms auf (Mohl).

Wenn nun während der Ausbildung des Keims auch das Endosperm sich weiter bildet, so enthält der reife Samen beides, er ist endospermhaltig; der Keim kann dann neben dem Endosperm liegen (Gräser) oder in diesem eingebettet sein (Euphorbiaceen). In vielen Fällen aber ist das Wachsthum des Keims während der Samenreife so beträchtlich, dass er den ganzen Raum des Embryosackes ausfüllt, das schon gebildete Endosperm verdrängt, aufsaugt und so ist endlich der reife Same endospermfrei (Papilionaceen, Cucurbitaceen).

Während dieser Vorgänge bildet sich aus den Integumenten oder einzelnen ihrer Zellschichten die Samenschale in verschiedenster Weise aus; die Reste des Knospenkerns werden meist ganz verdrängt; bleibt ein Theil derselben zurück, so wird er als Perisperm bezeichnet; bei den Nymphaeaceen, Piperaceen und anderen findet es sich gleichzeitig mit dem Endosperm im reifen Samen; bei den endospermfreien Samen der Cannaceen, ist es stark entwickelt und enthält es die Reservenahrung für den Keim.

Die als Seltenheit vorkommende Polyembryonie der Angiospermen beruht

(abweichend von den Gymnospermen) auf der Anwesenheit zahlreicher Eizellen im Embryosack, jeder Embryo entsteht aus einer solchen. Bei Citrus sind 30—50 selbst mehr Eizellen vorhanden, viele derselben beginnen sich zu entwickeln, aber meist kommen nur zwei, drei oder mehr zur Ausbildung; ähnlich bei Funkia coerulea, wo der reife Samen 3—6 Keime enthält.

Wenn der Embryo im Samen eine beträchtliche Länge erreicht, so krümmt er sich spiralig ein (Cuscuta, Allium, Cannabis) oder er zeigt allerlei Biegungen und Einfaltungen (Cruciferen, Convolvulus, Acer u. a.), Verhältnisse, auf die die Systematik grösseren Werth legt.

2) Die äussere Gliederung und die allgemeinen Wachsthumsgesetze treten schon bei der Anlage der Keimpflanze im Samen deutlich hervor und zugleich machen sich dabei die wichtigeren Unterschiede der beiden Classen geltend. — So wie bei den Gymnospermen ist auch bei den Angiospermen die erste Wurzel der Embryos so gestellt, dass ihre Axe mit der des Stammes zusammenfällt[1]; bei den Dicotylen gewinnt diese erste Wurzel bei der Keimung gewöhnlich sofort eine sehr kräftige Entwickelung und erscheint sozusagen als abwärts wachsende Verlängerung des Hauptstammes, wie bei den Gymnospermen (Hauptwurzel); zuweilen bilden sich innerhalb derselben schon im reifenden Samen Anlagen von seitlichen Wurzeln (Nebenwurzeln z. B. Cucurbita) und meist werden schon während der Keimung zahlreiche Seitenwurzeln in acropetaler Folge gebildet; bald erzeugen diese ihrerseits Seitenwurzeln höherer Ordnung, so dass schon am Ende der Keimung die dicotyle Pflanze ein reichverzweigtes Wurzelsystem zu besitzen pflegt.

Auch bei den Monocotylen ist die erste Wurzel gewöhnlich an der Keimpflanze kräftig entwickelt und sie erscheint dann in demselben Sinne als Hauptwurzel, wie bei jenen; so ist es bei den Palmen, den Liliaceen (z. B. Allium Cepa), bei Polygonatum u. m. a. Doch pflegt schon in den genannten Fällen die erste Wurzel bei der Keimung sich schwächer zu entwickeln und selbst wenn sie Seitenwurzeln erzeugt, bleibt dieses ursprüngliche Wurzelsystem klein und hört bald auf zu wachsen. Dafür treten schon während der Keimung neue seitliche Wurzeln aus dem jungen Hauptstamm hervor, die sich gewöhnlich kräftiger oder doch eben so kräftig wie die Hauptwurzel entwickeln; diese Production von Wurzeln wiederholt sich dann am Stamm gewöhnlich in acropetaler Folge (Gräser u. v. a. Fig. 133; p. 157), eine Erscheinung die übrigens auch bei manchen Dicotylen in schwächerem Grade auftritt.

Bei anderen Monocotylen treten schon während der Samenreife im jungen Embryo neben der ersten (Haupt-) Wurzel auch seitliche Wurzeln aus dem kurzen Stamm hervor und erlangen eine fast ebenso bedeutende Entwickelung, wie jene; es erscheint dann so, als ob eine Hauptwurzel in obigem Sinne überhaupt nicht vorhanden wäre; so z. B. bei vielen Gräsern, z. B. den Triticeen, Hordeaceen u. a. wo bei der Keimung sofort drei oder mehr Wurzeln von gleicher Stärke zum Vorschein kommen, doch hat die mittlere derselben die Lage einer Hauptwurzel, während die anderen seitlich aus dem Stamm hervorkommen; bei einem Grase aber, bei Zea Mais fehlen die letzteren oder sie sind vor der Keimung sehr wenig entwickelt (Fig. 102, p. 122), die erste Wurzel erscheint hier geradezu als Haupt-

1) Man vergl. darüber p. 183.

wurzel und als abwärts gerichtete Verlängerung des Hauptstammes; aber auch hier treten bald höher am Stamme neue und immer stärker werdende Seitenwurzeln hervor; bei Allium Cepa sind die Verhältnisse der Hauptsache nach

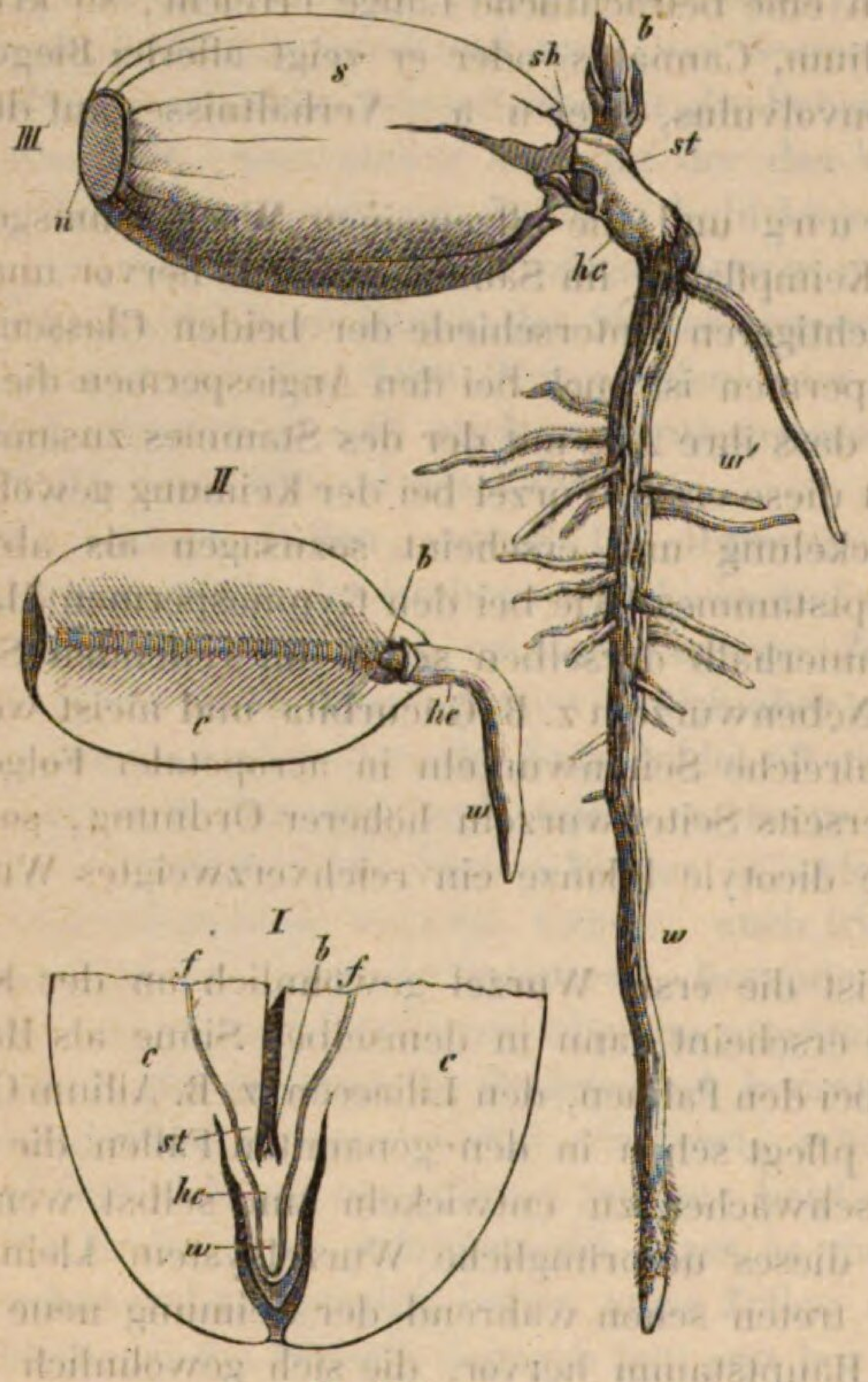


Fig. 323.



Fig. 324.

Fig. 323. Quercus Robur: *I* der längs durchschnittene Embryo, dessen Cotyledonen *c c* oben abgeschnitten sind; *st* die Stiele der letzteren, *hc* das hypocotyle Stammglied, in die Wurzel *w* übergehend, *b* die Blattknospe; *f* junge Fibrovasalstränge. — *II* Beginn der Keimung, *c* ein Cotyledon, der andere weggenommen; *b* die Knospe, *hc* hypocotyles Glied, *w* die Wurzel. — *III* ein späteres Keimungsstadium; *s* die Fruchtschale, *sh* die Samenhaut, *w'* Nebenwurzeln der Hauptwurzel, die übrigen Buchstaben wie bei *I*, *II*.

Fig. 324. Polygonatum multiflorum, eine Keimpflanze im zweiten Jahre; *B* deren Stamm sammt Hauptwurzel *w* etwas vergrössert. Die Hauptwurzel *w* ist unverzweigt und dünn; dafür hat der knollige Stamm *st* zahlreiche neue Wurzeln *w'* gebildet; *k* die Knospe, *l* das Laubblatt; *c* die Insertion des ersten Keimblattes (Cotyledon); 1, 2 die Insertionen der beiden Scheidenblätter, welche dem Laubblatte vorausgehen; *I*, *II* die folgenden Scheidenblätter an der Knospe für's nächste Jahr. (Vergl. p. 157).

ähnlich, wenn auch die Kürze des Stammes die acropetale Folge der stammbürtigen Seitenwurzeln weniger deutlich hervortreten lässt (Bot. Zeitg. 1863. Keimung v. A. Cepa). Gleich der ersten, schwachen Hauptwurzel, verschwinden bei den Monocotylen auch die folgenden Seitenwurzeln des Stammes eher oder später, während mit zunehmender Stärke des Letzteren immer neue und stärkere Wurzeln, entweder in acropetaler Richtung oder zwischen den früheren hervorkommen.

Ueber die erste Anlage der Wurzelverzweigungen verschiedener Mono- und

Dicotylen (Pontederia, Oryza, Veronica Beccabunga, Lysimachia thyrsiflora, Nasturtium officinale u. A.) ist soeben eine Arbeit von Nägeli und Leitgeb, im Anschluss an deren mehrfach erwähnte Untersuchungen über die Kryptogamenwurzeln erschienen (Beiträge zur wiss. Bot. Heft IV. 1867. p. 138). Die Nebenwurzeln entstehen aus dem Pericambium d. h. der äusseren Zellschicht des axilen Meristemstranges (Procambiumcylinders) der Mutterwurzel. Diese Pericambiumschicht liegt zwischen den ersten, äussersten Gefässen und der innersten Rindenschicht der Mutterwurzel; durch diesen Ursprung unterscheiden sich die Wurzeln von denen der Gefässkryptogamen mit dreiseitiger Scheitelzelle, wo die Seitenwurzeln aus den innersten Rindenzellen der Mutterwurzel entspringen. Die Wurzelverzweigungen werden hier, wie bei jenen, nur in der Scheitelregion der Mutterwurzel angelegt, zu einer Zeit, wo die Gefässe der letzteren noch nicht zu erkennen sind; die Stellung der Seitenwurzel ist auf dem Querschnitt der Mutterwurzel zuweilen zwischen zwei Gefässsträngen (Oryza) häufiger ausserhalb eines solchen und dann wird längs jedes Gefässstranges eine Wurzelreihe erzeugt. — An der Stelle wo eine Nebenwurzel entstehen soll, theilen sich die Pericambiumzellen durch Querwände und werden dadurch isodiametrisch; von diesen Zellen verlängert sich eine ganze Gruppe (7—20) in radialer Richtung, wobei die im Centrum der Gruppe stärker wachsen; durch Theilungen wird jede dieser Zellen in eine 2—5gliedrige Reihe zerlegt, die zur Axe der Mutterwurzel meist radial steht. Eine innere Zellreihe der jungen Wurzelanlage wächst am kräftigsten, verdrängt die sie umgebenden und in gewissen Fällen wird ihre Endzelle (die am meisten nach aussen liegende auf dem Querschnitt der Mutterwurzel) zur Scheitelzelle der jungen Wurzel, die sich nun im Wesentlichen ebenso verhält, wie die dreiseitige Scheitelzelle der Kryptogamenwurzel; sie theilt sich durch Querwände, um Kappen der Wurzelhaube, und durch schiefe Wände, um Segmente des Wurzelkörpers der Nebenwurzel zu bilden. Bei Pontederia kommt es indessen nicht bis zur Herstellung einer derartigen Scheitelzelle; bei Oryza bildet sie nur eine einzige Kappe der Haube, bei anderen werden wiederholt Haubenkappen erzeugt. — Während so die Anlage des Wurzelkörpers aus dem Pericambium entsteht, wird eine oder werden einige Zellen der innersten Rindeschicht der Mutterwurzel, welche die junge Wurzelanlage von aussen umgrenzen, zur Bildung der primären Wurzelhaube der letzteren verwendet; diese innersten Rindezellen werden von der wachsenden Wurzelanlage nach aussen gedrängt, bilden eine nach aussen convexe die Wurzelanlage umhüllende Schicht, die auf der fortwachsenden Nebenwurzel als Mütze sitzen bleibt, wenn sie die äusseren Rindeschichten der Mutterwurzel durchbricht. Bei Pontederia bleibt diess die einzige Kappe der Wurzelhaube, bei Oryza u. A. werden noch neue Kappen von der Scheitelzelle der Nebenwurzel erzeugt. Rückwärts vom Scheitel der Nebenwurzel kann deren Epidermis tangentiale Theilungen erfahren, die äusseren der so gebildeten Zellen werden dann zur Verdickung des hinteren Theiles der Wurzelhaube verwendet.

Der Stammtheil der Keimpflanze ist bis zur Samenreife gewöhnlich klein, er trägt mehr oder minder zahlreiche Blätter, deren beide erste und opponirte bei den Dicotyledonen sich mächtig zu entwickeln pflegen und als Cotyledonen bezeichnet werden; bei den Monocotylen wird dieser Name ebenfalls auf das erste Blatt des Embryos angewendet, obgleich es gewöhnlich nur als Scheide entwickelt

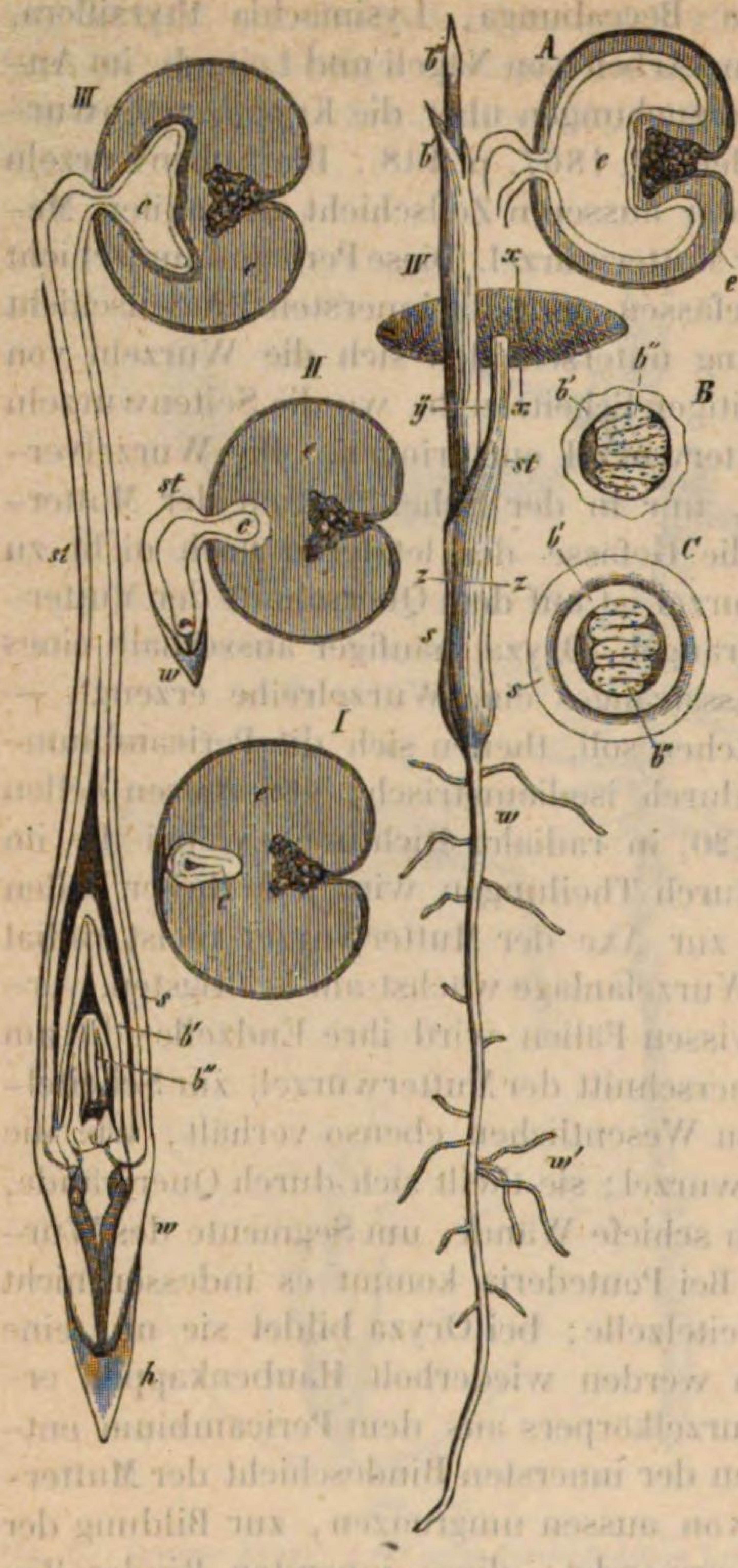


Fig. 325.

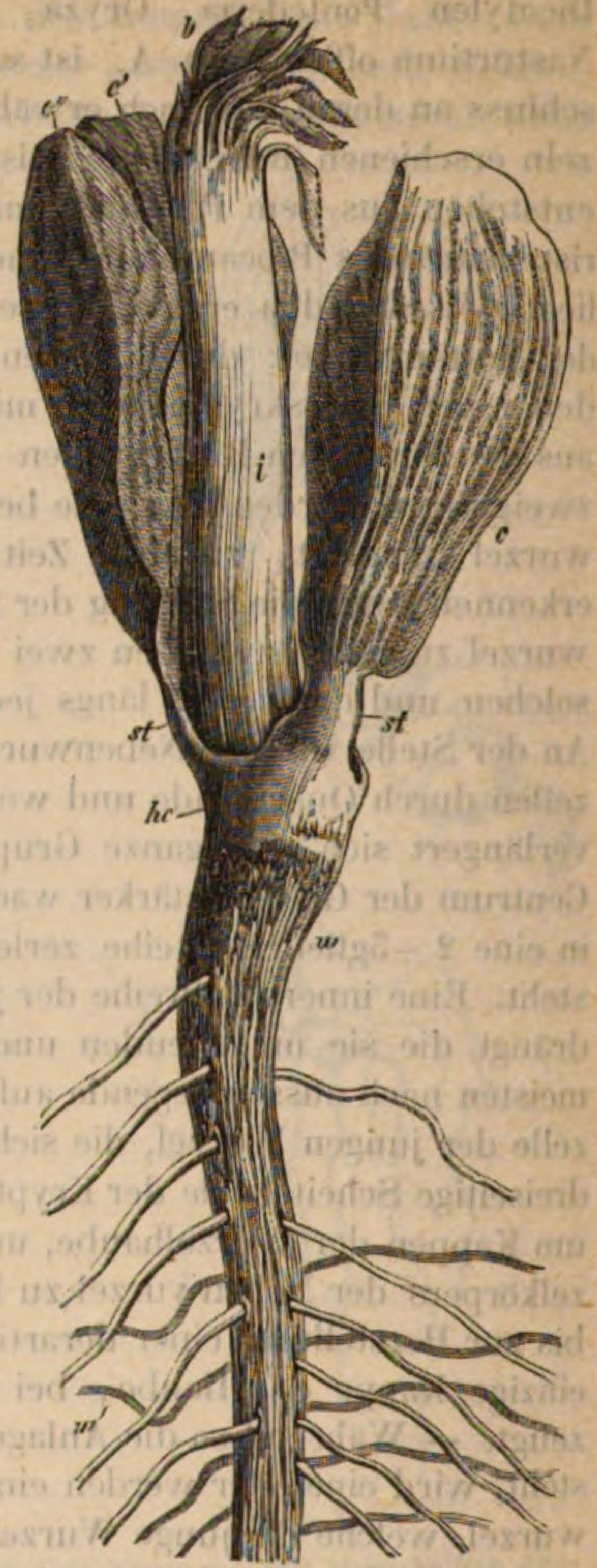


Fig. 326.

Fig. 325. Phoenix dactylifera, Keimung: *I* Querschnitt des Samens und Längsschnitt des Embryos, vor der Keimung; *II* bei beginnender Keimung; *III* nach bedeutender Streckung des ersten Blattes (Cotyledons) dessen oberes Stück sich scheibenförmig ausbreitet und das harte Endosperm in sich aufsaugt; *IV* noch ältere Keimpflanze, nach Streckung der Hauptwurzel und Austritt des zweiten und dritten Blattes. — *A* Querschnitt des Samens bei *x x* in Fig. IV; das Saugorgan des Cotyledons *c* erfüllt beinahe schon die Samenschale; *B*, *C* Querschnitte durch die Gegend *y y* und *z z* bei *IV*. — Es bedeutet: *c* Cotyledon, *st* stielartiger mittlerer Theil desselben, *s* Scheidentheil desselben; *b'* das zweite, *b''* das dritte Blatt, dieses ist bereits Laubblatt (*B*, *C*), noch längs gefaltet; *w* die Hauptwurzel, *w'* ihre Nebenwurzeln; *h* die Wurzelhaube; *e* das Endosperm.

Fig. 326. Keimpflanze von Amygdalus communis; *w* Hauptwurzel, *w'* ihre Nebenwurzeln, *hc* das hypocotyle Stammstück; *st* Stiele der Cotyledonen *c*; der eine Cotyledon ist verdoppelt *c' c''*; *i* das erste Internodium; *b* die ersten noch jungen Laubblätter.

ist. Der Austritt der Wurzel und Knospe des Keimes aus den Samenhüllen wird auf sehr verschiedene Weise bewirkt, wie eine Vergleichung der Fig 323 mit Fig. 325 und 326 ergiebt. Weitere Eigenthümlichkeiten treten darin hervor, ob der Keim seine Nahrung aus einem Endosperm zu saugen hat, und durch welche Mittel diess geschieht, oder ob er grosse nahrungsreiche Cotyledonen besitzt, die bei der Keimung ausgesogen werden; sind diese dick und feist, so werden sie

nach der Aussaugung gewöhnlich nicht weiter benutzt, sind sie laubblattartig, wie bei den Coniferen, Acer u. v a. so nehmen sie während der Keimung den Charakter von Laubblättern an. In diesen Verhältnissen tritt eine sehr grosse Mannigfaltigkeit hervor, die indessen nur auf späteren Wachsthumsvorgängen der längst vorher angelegten Keimtheile beruht und mehr biologisches als morphologisches Interesse darbietet. Viel wichtiger sind in morphologischer Hinsicht die Stellungsverhältnisse der Blattgebilde des Keims, die schon vor der Keimung angelegt wurden.

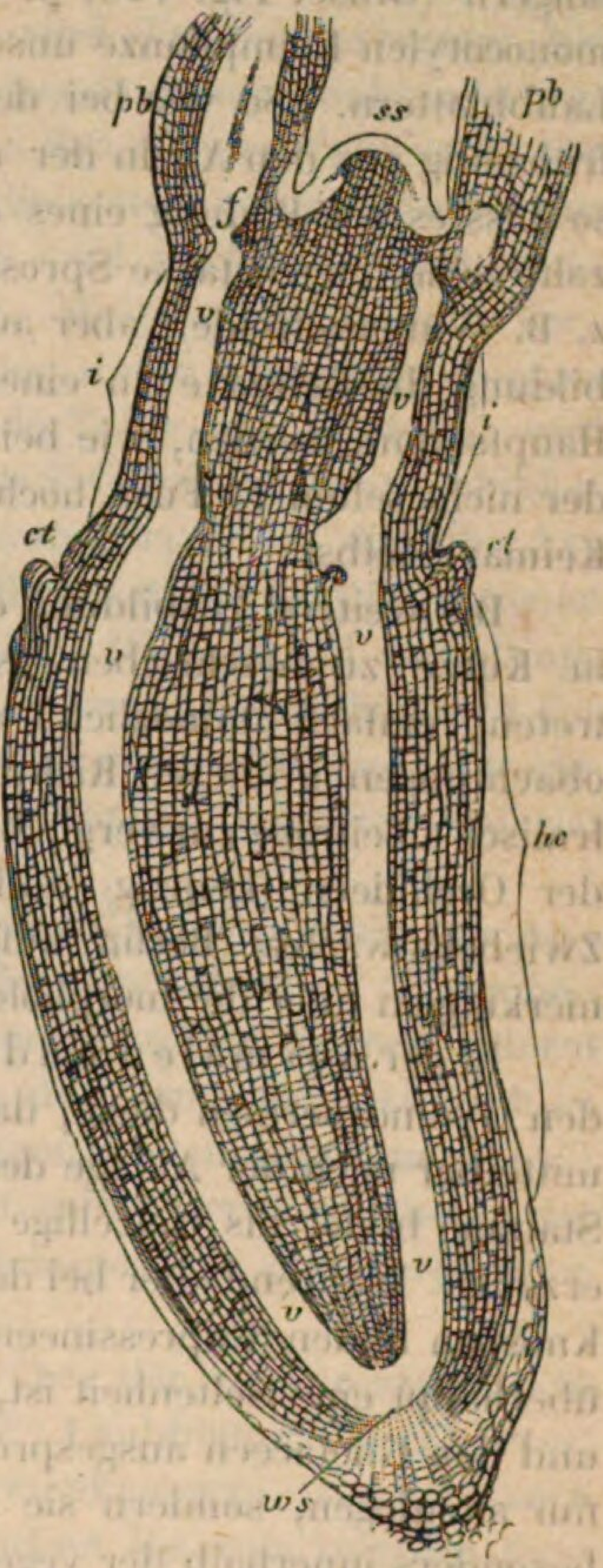


Fig. 327. Phaseolus multiflorus: Längsschnitt der Keimaxe des reifen Samens, parallel den Cotyledonen, etwa 30mal vergr. *ss* Stammscheitel, *ws* Wurzelspitze; *hc* das hypocotyle Stammstück; *ct* Wülste neben der Insertion der Cotyledonen; *i* das erste Internodium, *pb* die Stiele der ersten Laubblätter (Primordialblätter), *v v f* das Procambium der Fibrovasalstränge.

Bei den Dicotylen sprossen fast ausnahmslos gleichzeitig zwei gleichstarke Blätter, die Cotyledonen, aus demselben Quergürtel des embryonalen Stammes hervor, ihre Insertionen umfassen zusammen den Stammumfang und verwachsen nicht selten zu einer niederen Scheide, in welcher das Stammende als nackter Kegel (Kürbis, Ricinus) verborgen bleibt, oder es bildet noch zahlreiche kleine Blattanlagen, eine Knospe (Vicia Faba, Phaseolus, Amygdalus), die dann bei der Keimung sich rasch entfaltet. Diese Blätter können sofort zu grossen Laubblättern werden (Phaseolus, Amygdalus) oder sie bleiben schuppenförmige Niederblätter (Vicia Faba z. Th. und Quercus), während erst später Laubblätter gebildet werden. Nicht selten treten aus den Axeln der Cotyledonen frühzeitig Seitenzweige des Stammes hervor, die diesen an Kraft übertreffen und die Erstarkung des Pflanzenstockes bewirken, während jener später eingeht (Physalis Alkekengi, nach Braun, Mentha arvensis, Lycopus europaeus, nach Irmisch); das Leben der Pflanze wird in solchen Fällen durch seitliche Axen erhalten, in vielen anderen Fällen jedoch gewinnt der Keimstamm eine so kräftige Entwickelung, dass er alle seine Seitenzweige übertrifft und als Hauptstamm eines monopodial entwickelten Verzweigungssystems für lange Zeit fortwächst. Aehnliche Verhältnisse kehren auch bei den Monocotylen wieder. Bei diesen bildet der embryonale Stammtheil, der hier meist sehr kurz bleibt, zunächst nur ein einziges Blatt (den Cotyledon), dessen Basis sich scheidenförmig schliesst und den Stammscheitel völlig umhüllt; gewinnt dieses Blatt beträchtliche Dicke, so drängt es den Stammscheitel seitwärts, der dann scheinbar wie eine Seitenknospe sich verhält. Bei den Gräsern pflegt das erste Blatt eine mehr dünne Scheide zu bilden, während noch 2—3 weitere scheidige Blätter, mit jenem alternirend entstehen (Fig. 102, p. 122); in anderen Fällen hört auch hier die Blattbildung des Embryos vor der Reife mit

dem ersten Keimblatt auf, erst während der Keimung treten dann neue Blätter aus dem Stammende hervor (Phoenix Fig. 325); viel häufiger als bei den Dicotylen bleiben die Internodien des embryonalen Stammes auch während der Keimung unentwickelt (Phoenix) doch können sie sich auch zuweilen namhaft verlängern (Gräser Fig. 123, p. 149). Gewöhnlich bleiben die ersten Blätter der monocotylen Keimpflanze unscheinbare Scheiden, erst die folgenden werden zu Laubblättern. So wie bei den Dicotylen kann auch bei den Monocotylen schon frühzeitig aus den Axeln der ersten Blätter eine kräftige Verzweigung stattfinden, so dass es zur Bildung eines eigentlichen Hauptstammes nicht kommt, vielmehr zahlreiche, gleichstarke Sprosse aus dem Keimstamm hervorgehen (viele Gräser, z. B. Wintergetreide); aber auch hier kann, bei geringerer Neigung zur Sprossbildung die Keimaxe zu einem mächtigen, selbst Jahrhunderte fortwachsenden Hauptstamm werden, wie bei den Palmen; auch der mächtige Halm von Zea Mais, der nicht selten 15 Fuss hoch und 2 Zoll dick wird, ist die weiter ausgebildete Keimaxe selbst.

Die weitere Ausbildung dieser Pflanzen, ihre Erstarkung bis zur Blüthereife, in Kürze zu beschreiben, ist bei den enormen Verschiedenheiten die hier auftreten, einfach unmöglich; der Leser wird einen reichen Schatz trefflicher Beobachtungen in dieser Richtung bei Braun: Verjüngung in der Natur und bei Irmisch: Beiträge zur vergl. Morphologie der Pflanzen (Halle), zur vergl. Morphologie der Orchideen (Leipzig) und zur Morphologie der monocotylen Knollen- und Zwiebelgewächse (Berlin) aufgehäuft finden. Aber noch einige allgemeinere Bemerkungen über die morphologischen Verhältnisse sind nöthig.

In der normalen Endverzweigung der Axen gleichen die Angiospermen den Gymnospermen darin, dass sie immer axillär ist; der Axelspross entsteht unmittelbar nach der Anlage des jüngsten Blattes, in dem Winkel den es mit dem Stamme bildet als vielzellige Protuberanz, die ihrerseits sehr bald Blattanlagen erzeugt. Während aber bei den Gymnospermen gewöhnlich nur einzelne Blattaxeln Knospen bilden (Cupressineen, Araucarien) und die Verzweigung bei den Cycadeen überhaupt eine Seltenheit ist, herrscht bei den Angiospermen die schon bei Pinus und den Gnetaceen ausgesprochene Neigung in jeder Blattaxel eine Knospe nicht nur anzulegen, sondern sie auch zur Entfaltung zu bringen; es geschieht diess besonders innerhalb der vegetativen Region der Pflanze, aber selbst innerhalb der Blüthe tritt diese Neigung zu reichlicher Verzweigung wenigstens bei abnormer Ausbildung (Füllung, Vergrünung u. s. w.) die hier so häufig vorkommt, deutlich hervor. Zuweilen werden in einer Blattaxel sogar mehrere Knospen neben einander erzeugt (so z. B. in den Axeln der Zwiebelschalen von Muscari botryoides bis zehn, in den Axeln der einzelnen Bracteen von Musa entstehen nach Wittmack circa 40 Blüthen in zwei Reihen übereinander) oder es entstehen ihrer mehrere übereinander. Dazu kommt noch die Fähigkeit Adventivknospen aus Stammtheilen, Wurzeln und Blättern (z. B. Bryophyllum) zu bilden. Nicht selten lösen sich die Knospen von der Mutteraxe ab, und können, als Brutknospen neue Pflanzenstöcke produciren (viele Allium und Liliumarten). — Die Axen eines Verzweigungssystems unterscheiden sich sehr oft auffällig unter einander durch ihre Form und die Ausbildung ihrer Blätter; im höchsten Grade macht sich diess bei der seitlichen Blüthenbildung geltend, insofern die Blüthe eben nur ein metamorphosirter Spross ist, dessen Blattgebilde von denen der vegetativen Axen

sich auffallend unterscheiden; aber auch innerhalb der vegetativen Region der Pflanze tritt diess dadurch hervor, dass oft bestimmte Axen bloss Niederblätter, andere desselben Systems nur Laubblätter bilden, dass gewisse Axen dünne und lange Internodien, andere kurze und dicke Glieder haben u. s. w.; so z. B. perennirt Paris quadrifolius vermöge einer unterirdisch kriechenden Niederblattaxe, die aufstrebenden Laubsprosse mit Terminalblüthe sind ihre Seitensprosse; bei Lysimachia nummularia bringt der oberirdisch kriechende dünne Laubspross nur Laubblätter, die Blüthen sind seine Axelsprosse; bei den meisten Palmen ist der mächtige, die grossen Laubblätter tragende Stamm die erste Axe der Pflanze, aus der Keimpflanze hervorgegangen, die Inflorescenzen sind reichverzweigte Axelsprosse, die nach der Fruchtreife abfallen u. s. w. (Weiteres bei Braun: Verjüngung). Aehnliche Verschiedenheiten der Ausbildung treten aber auch an einer und derselben Axe auf; so besteht z. B. die blühende Tulpe aus einer Axe und ihren Blättern; diese ist unten dick und sehr kurz, als Zwiebelkuchen ausgebildet, an dem die dicken Zwiebelschalen sitzen, weiter aufwärts bildet dieselbe Axe lange Internodien mit Laubblättern und schliesst endlich mit den Blattformationen der Blüthe, deren Internodien wieder sehr verkürzt sind. Hier soll auf diese Dinge nur aufmerksam gemacht werden, da in ihnen die ungemeine Mannigfaltigkeit der Angiospermen z. Th. sich ausspricht; der Leser, einmal auf das Princip aufmerksam gemacht, wird sich durch eigene Beobachtung leicht ein reicheres Material von Kenntnissen aneignen können.

Die Verzweigung der Angiospermen ist wie die der Gymnospermen der Anlage nach immer monopodial; die Zweigsysteme können sich aber oft sympodial entwickeln, was wir an den Inflorescenzen bereits näher kennen gelernt haben; auch in der vegetativen Region ist indessen die sympodiale Ausbildung nicht selten; so lernten wir schon das Rhizom von Polygonatum multiflorum (p. 157) als eine Scheinaxe kennen, und (nach A. Braun) ist selbst der Hauptstamm der Linde eine solche; es ist jedesmal die oberste Seitenknospe, die den vorjährigen Spross scheinbar fortsetzt.

Eine unendliche Verschiedenheit zeigen die Blätter der Angiospermen nicht nur in ihrer Ausbildung als Schuppen, (Niederblätter), Laubblätter, Hochblätter, Blüthenhüllen, Staubblätter, Carpelle (selbst als Samenknospen), sondern auch in ihrer Grösse, die vom kaum sichtbaren Schüppchen bis zum zwanzig Fuss langen Laubblatt mancher Palmen und Musaarten wechselt, ferner in der äusseren Form, die vom einfach Nadelförmigen bis zum vielfach Verzweigten sich ändert. Es wäre übrigens unnöthig auf diese allgemein bekannten Verhältnisse näher einzugehen. — Das Blatt der Angiospermen wird als vielzelliger Hügel unter dem Stammscheitel bemerklich. Es wächst an seiner Spitze mehr oder minder lange Zeit fort; die Verzweigung des Blattes, wo sie auftritt (zumal bei Dicotylen häufig), erfolgt in acropetaler Ordnung nach rechts und links bezüglich der Stammaxe, d. h. indem der Scheitel des Blattes fortwächst entstehen rechts und links unter ihm die Blättchen, Lappen, Zähne u. s. w., von unten nach oben fortschreitend; ist die Verzweigung eine mehrfache, so wiederholt sich an jedem Seitenstrahl derselbe Vorgang und zwar wieder in acropetaler Ordnung ähnlich wie bei der Entstehung einer Rispe. Zuweilen hört der mittlere Theil des Blattes auf, sich zu verzweigen, während die Seitenstrahlen fortfahren diess zu thun; in solchen Fällen pflegt nur die Aussenseite jedes Seitenstrahls, und zwar wieder nur einen Seiten-

strahl zu entwickeln, während auf der Innenseite jedes Seitenstrahls die Verzweigung unterbleibt; so wird diese letztere eine sympodiale, welche an die mancher Inflorescenzen erinnert so z. B. bei Rubus, Helleborus, vielen Aroideen (vergl. p. 159). Diese Formen würden nach Payer den Uebergang zu den gefingerten Blättern von Lupinus bilden, deren mittleres Blättchen zuerst entsteht, während die anderen rechts und links folgen; als letzten Schritt in diesem Sinne könnte man dann die Bildung der folia peltata von Tropaeolum u. a. betrachten. Dieselben Regeln, wie für die Verzweigung zertheilter (gefiederter, geschlitzter, gelappter) Blätter, gelten auch für die Nervatur der oft ungetheilten Spreiten[1]). —

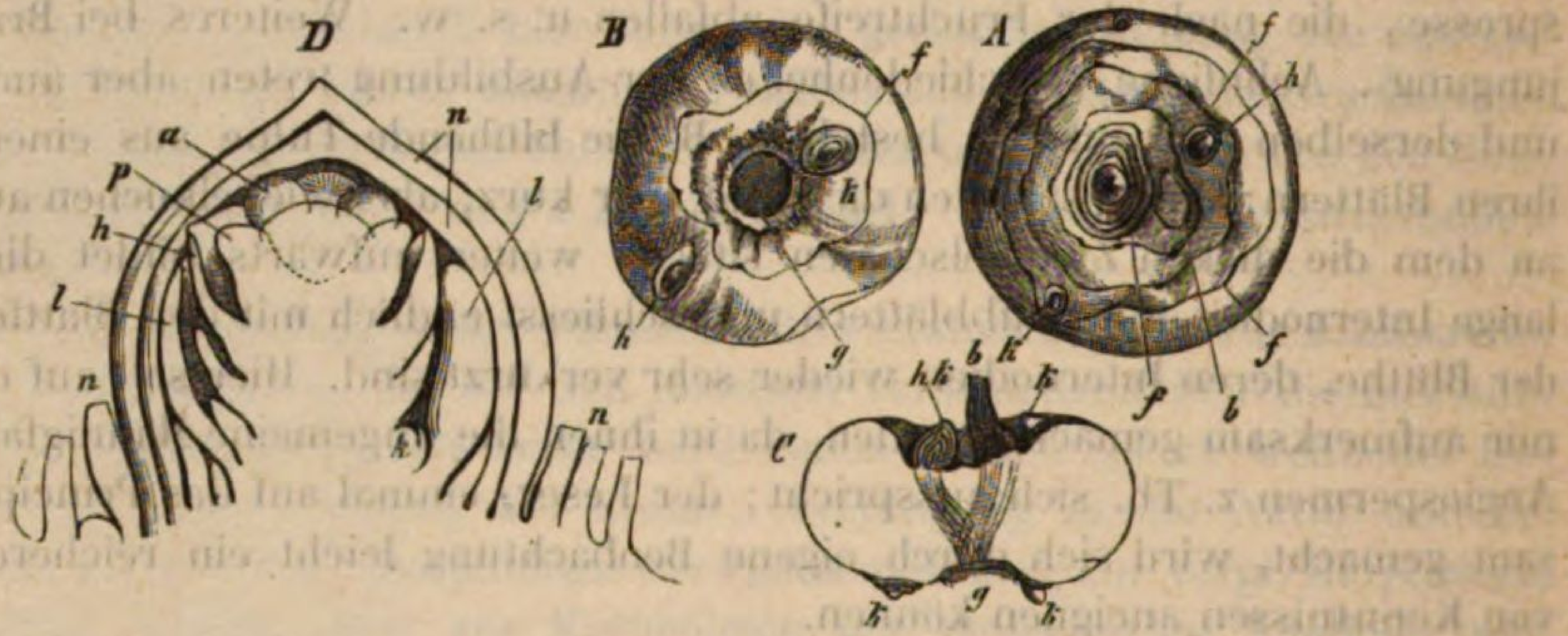


Fig. 328. Crocus vernus: *A* der knollenförmige Stamm von oben gesehen, *B* von unten, *C* von der Seite im Längsschnitt; man sieht die kreisförmig geschlossenen Insertionslinien der Niederblätter *f f f*, und die zu diesen Blättern gehörigen Axillarknospen *k k*; *b* die Basis des abgestorbenen Laub- und Blüthenstengels, neben ihm *hk* (in *C*) die Ersatzknospe, aus der eine neuer Knolle und ein neuer Blüthenstengel entsteht. — *D* Längsschnitt durch diese Ersatzknospe; *n n* deren Niederblätter, *l* Laubblätter, *h* Hochblatt, *p* Perigon, *a* die Antheren der Blüthe; *k* eine Knospe in der Axel eines Laubblattes.

Nicht selten dauert das Längenwachsthum des Blattes an der Basis noch lange fort, wenn seine oberen Theile längst fertig ausgebildet sind, zumal dann, wenn das Blatt eine scheidenförmige Basis besitzt; die letztere kommt dadurch zustande, dass bald nach dem Erscheinen der fortwachsenden Blattspitze an einer Stelle des Stammumfanges auch die rechts und links benachbarten Theile der Letzteren sich erheben, die Insertion des Blattes, anfangs schmal, verbreitet sich immer mehr, bis sie endlich einen Quergürtel der Stammaxe umfasst; zuweilen, wie bei den Gräsern, treffen die nach rechts und links fortschreitenden Seitentheile der Insertion nicht auf der Gegenseite zusammen, sondern die eine Seite zeigt eine Hebung am Stamm und bei den consecutiven Blättern ist dann abwechselnd die linke und rechte Seite die gehobene.

Auch dann, wenn das Blatt keine Scheide bildet, tritt oft die Neigung hervor, rechts und links neben der Blattinsertion aus demselben Gürtel des Stammes Blattgebilde hervorzutreiben; dahin gehören die Nebenblätter (Stipulae), die bei den Monocotylen kaum, bei den Dicotylen häufig vorkommen; sie sind entweder mit dem Blattstiele seitlich verwachsen, oder sie verschmelzen auf der Vorderseite desselben (Melianthus), oder sie sind ganz frei und fallen nicht selten bald nach

1) Vergl. Nägeli: Entwickelung des Blattes von Aralia spinosa in dessen Pflanzenphys. Unters. Heft II. und Trecul: Formation des feuilles in Ann. des sc. nat. 1853. T. XX. ferner: Payer: Organogénie de la fleur, Paris, 1857, p. 401, besonders p. 403.

der Entfaltung des Blattes ganz ab; meist dauern sie so lange wie das Blatt und zuweilen werden sie sehr gross. Bei Rubia, wo die Blätter zweigliedrige Quirle bilden, nehmen die vier Stipulae eines solchen genau die Form und Grösse derselben an, so dass ein scheinbar sechsgliedriger Quirl zu Stande kommt; zuweilen ist dieser viergliedrig, durch Verschmelzung je zweier Stipulae. Gewöhnlich ist jedes einzelne Nebenblatt unsymmetrisch, seine dem Blattstiel abgewendete Seite stärker entwickelt, zuweilen geht diess so weit, dass die beidenStipulae wie die Hälften eines Ganzen erscheinen, zwischen denen der Blattstiel steht. Wo Nebenblätter vorkommen, pflegen sie in einer ganzen Familie oder selbst einem grösseren Verwandtschaftskreis constant aufzutreten und im anderen Falle ebenso constant zu fehlen. — Seltener als die Stipulae sind die Ligulargebilde, meist häutige Auswüchse, quer am Blatt da eingefügt, wo die Lamina später auswärts abbiegt; (Gräser, Allium Cepa Fig. 330, Blumenblätter von Narcissus). In die Reihe der Ligulargebilde darf wahrscheinlich auch die sogen. Ochrea von Polygonum gezählt werden. Die der Blattinsertion nächsten Theile des Stammes haben bei den Angiospermen eine Neigung sich anders auszubilden als die übrigen Theile, zumal dann, wenn die Interfoliarstücke lang sind; sie schwellen gern knotig an, sind jene hohl, so bleibt hier eine Querlamelle des Gewebes erhalten u. dgl. m.; so erscheint der Stamm oft scharf gegliedert. Nicht selten laufen auch rechts und links von der Insertion ausgehend, blattähnliche Lamellen am Internodium mehr oder minder weit hinab (Verbascum Thapsiforme, Onopordon u. a.). Häufig richtet sich die Form des Stammquerschnitts nach der Art der Blattinsertion: die Internodien zeigen Kanten und Rillen, die mit dieser in bestimmter Beziehung stehen (z. B. die vierkantigen Stengel der Labiaten mit ihren decussirten Blättern).

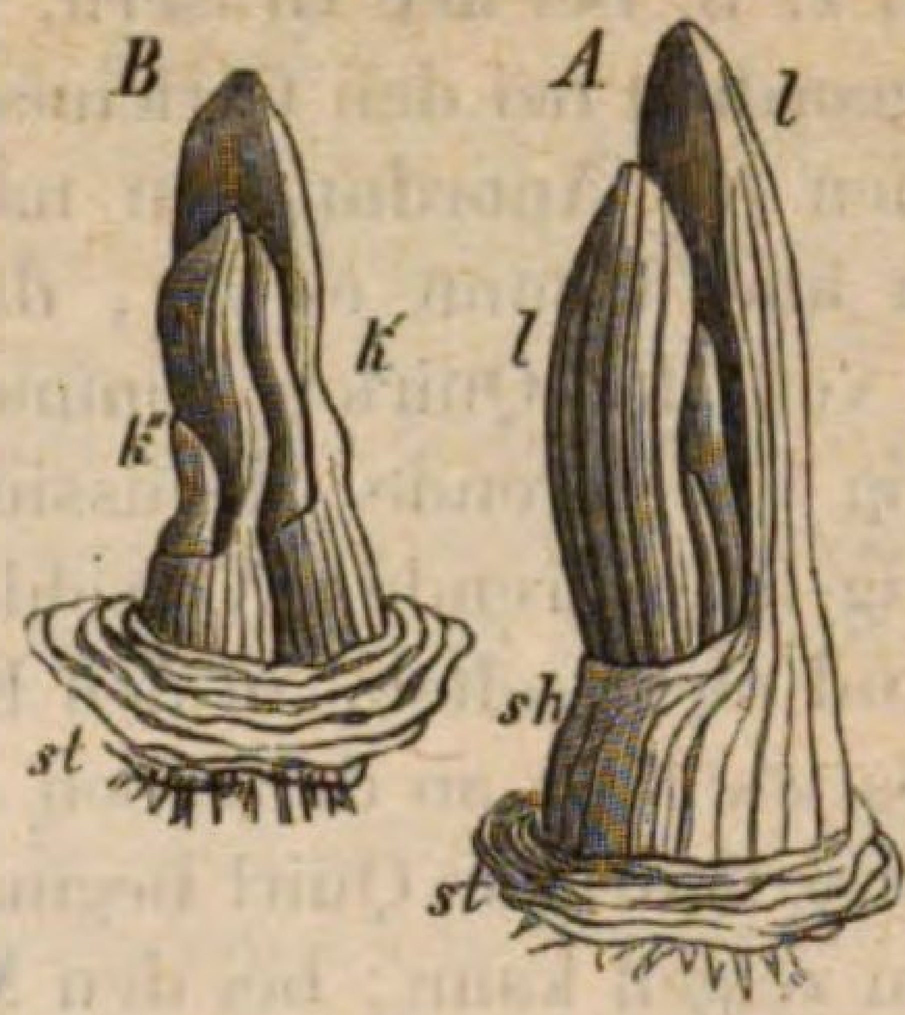


Fig. 329. Allium Cepa: Knospe im Innern der Zwiebel, nach Wegnahme der Zwiebelschalen; *st* der breite kurze Stammtheil (Zwiebelkuchen), an dem die Zwiebelschalen inserirt sind; A zeigt bei *l* die Lamina, bei *sh* die noch kurze Scheide der Laubblätter; bei *B* sind die äusseren Blätter von *A* weggenommen, es kommt neben der Endknospe *k'* noch eine Axillarknospe *k''* zum Vorschein.



Fig. 330. Ein Blatt von Allium Cepa, der Länge nach halbirt; *z* die verdickte Basis der Scheide, die später nach dem Absterben der oberen Blatttheile als Zwiebelschale zurückbleibt; *s* der häutige Theil der Scheide, *l* die hohle Lamina: *h* Höhlung, *i'* Innenseite der Lamina; *x* die Ligula.

Die Blattstellung ist bei den Angiospermen so mannigfaltig, wie kaum im ganzen übrigen Pflanzenreich zusammengenommen; geradlinig, zweireihig, alter-

nirend z. B. bei den Gräsern, Irideen, dreireihig nach der Divergenz $^1/_3$, geradlinig geordnet bei den Caricineen, ebenso aber gedreht bei Pandanus u. a. Dann kommen die Anordnungen nach $^2/_5$, $^3/_8$, $^5/_{13}$, $^8/_{21}$ u. a. häufig vor; in anderen Fällen aber kommt es vor, dass kein Blatt über dem anderen gefunden wird. Auch von den Quirlen kommen die verschiedensten vor, so nicht selten zweigliedrig alternirende (decussirte Blätter), drei-, vier-, fünf- und selbst mehrgliedrig-alternirende. Verschiebungen und Verwachsungen der verschiedensten Art sind nicht selten, in den Blüthen sehr gewöhnlich. Sehr häufig ändert sich die Blattstellung an derselben Axe, besonders bei den Dicotylen, wo sie immer mit zweigliedrigem Quirl beginnt, aber weiter aufwärts die verschiedensten Divergenzen zeigen kann; bei den Monocotylen wird die mit den Keimblättern beginnende Alternation fortgesetzt oder sie geht in schraubige Stellungen über; die auffallendsten Veränderungen der Blattstellung pflegen aber mit der Blüthenbildung einzutreten, wie wir unten näher sehen werden.

Auch die Lage der Blätter innerhalb der Knospe ist bei den Angiospermen mannigfaltiger, als bei irgend einer anderen Pflanzengruppe; besonders wenn sie innerhalb der Knospe, noch bevor sie sich entfalten, schon eine bedeutende Längen- und Breitenentwickelung erfahren, zeigen sie verschiedene Krümmungen und Faltungen, die bei jeder Pflanzenart constant sind und von der älteren Botanik mit einer ziemlich weitschweifigen Nomenklatur belegt wurden, man unterscheidet z. B.[1]) A) scharfe Falten: die Laminahälften mit der Oberfläche zusammengelegt (vernatio duplicativa, Quercus, Tilia), oder vielfach längsfaltig (vernatio plicativa: Fagus, Carpinus, Alchemilla), oder B) runde Biegungen: einfach aufgerollt (vernatio convolutiva: Calla, Prunus), beide Ränder vorwärts eingerollt (vernatio involutiva: Alisma, Populus), ebenso rückwärts eingerollt (vernatio revolutiva: Salix, Nerium). Diese Bezeichnungen betreffen die Ansicht des Querschnitts; die in der Seitenansicht (Längsschnitt) sichtbaren Krümmungen sind z. B.: vorwärts eingebogen (vernatio inclinativa: Liriodendron, Hepatica), rückwärts eingebogen (vernatio reclinativa). — Sodann beachtet man die Lage benachbarter Blätter gegen einander, die wieder am besten im Querschnitt der Knospe hervortritt: z. B. foliatio valvata, wenn die Blätter sich mit ihren Rändern seitlich berühren, ohne sich zu decken (Blume von Stapelia, manche Carpelle, deren Ränder aber verwachsen): foliatio amplexa, wenn jedes äussere (untere) Blatt alle nächst inneren (nächst oberen) Blätter umfasst, was je nach der Vernation jedes einzelnen Blattes in sehr verschiedener Weise stattfindet; man vergleiche z. B. Prunus armeniaca mit Iris, Typha. — Die Foliation hängt offenbar von der Blattstellung und dem Breitenwachsthum der Blätter ab, was besonders einfach und klar bei der sogen. foliatio quincuncialis bemerklich wird: wenn bei der $^2/_5$ Divergenz die Internodien sehr kurz bleiben, wie bei den fünfblättrigen Blüthenkelchen der Dicotylen, so liegt gewöhnlich das erste und zweite Blatt unbedeckt, das dritte wird an einer Seite vom ersten gedeckt und deckt mit seinem anderen Rande das fünfte Blatt, welches zugleich vom zweiten gedeckt wird; das vierte Blatt des Umlaufs wird ebenfalls an beiden Seiten gedeckt, nämlich einerseits vom ersten, anderseits vom zweiten Blatt. Man hat also bei der quincuncialen Deckung

1) Schleiden: Grundzüge (1842) p. 200.

zwei ungedeckte, aber deckende Blätter (No. 1 und 2), dann ein halbdeckendes (No. 3), endlich zwei rechts und links gedeckte (No. 4 und 5).

3) Die Blüthe der Angiospermen[1]) ist nur selten in dem Sinne terminal, dass schon der aus der Keimaxe sich entwickelnde Hauptstamm mit einer Blüthe schliesst, die Pflanze also einaxig ist; in diesem Falle pflegt dann eine sympodiale Inflorescenz sich zu entwickeln (die annuellen Euphorbien, Cerastien, Papaver, Ranunculus arvensis); häufig sind es erst Sprosse der zweiten, dritten oder höheren Generation, die mit Blüthe endigen; die Pflanzen sind dann also nach Braun's Ausdrucksweise zwei- oder mehraxig.

Während bei den Gymnospermen die Blüthen typisch getrennten Geschlechts (diclinisch) sind, herrscht bei den Angiospermen entschieden der Hermaphroditismus vor, obgleich auch monöcische und diöcische Arten, ja Familien und Ordnungen (Cupuliferen, Amentaceen u. a.) nicht selten sind. Die männlichen Blüthen sind von den weiblichen zuweilen wesentlich verschieden gebaut (Cupuliferen, Cannabineen), meist aber kommt die Diclinie nur durch Abort des Andröceums der einen und des Gynaeceums der anderen Blüthen zu Stande, die übrigens nach demselben Plane gebaut sind. In diesem Falle kommt es dann auch vor, dass neben den männlichen und weiblichen Blüthen auch noch hermaphrodite vorhanden sind, (Polygamen z. B. Fraxinus excelsior, Saponaria ocymoides, Acer). Nicht selten sind die Blüthen der Anlage nach, also morphologisch hermaphrodit, aber die spätere Ausbildung des einen oder anderen Geschlechtsorganes so mangelhaft, dass die Blüthe functionell (physiologisch) eingeschlechtig wird (Rhamnus cathartica, Laurus nobilis, Laurus Sassafras, Rhus Toxicodendron). Aber selbst in den meisten Fällen, wo männliche und weibliche Organe in derselben hermaphroditen Blüthe vollkommen functionsfähig sind, findet die Befruchtung dennoch zwischen dem Pollen und Gynaeceum verschiedener Blüthen statt, entweder weil die Uebertragung des Pollens einer Blüthe auf die Narbe derselben Blüthe unmöglich ist (Dichogamen) oder weil er nur auf die Samenknospen einer anderen befruchtend einwirkt (Orchideen, Corydalis u. v. A); Verhältnisse, auf die ich im dritten Buche zurückkomme.

Bei den Gymnospermen fanden wir die Blüthenaxe meist verhältnissmässig lang, bei den Angiospermen ist sie gewöhnlich so verkürzt, dass der Raum für die Insertion der verschiedenen Blattgebilde durch eine entsprechende Verbreiterung der Blüthenaxe gewonnen werden muss; diese verkürzte, verbreiterte Blüthenaxe (der Torus) höhlt sich nicht selten becherförmig aus und umschliesst die Carpelle (Rosen) oder bildet selbst den (unterständigen) Fruchtknoten. Diese Verkürzung ist offenbar auch die nächste Ursache der zahlreichen Verwachsungen und Verschiebungen, welche nirgends so häufig, wie in der Angiospermenblüthe angetroffen werden. Auch die Neigung der Blattgebilde, in alternirenden Quirlen aufzutreten, lässt sich mechanisch aus der Verkürzung der sie tragenden Axe ableiten; in den selteneren Fällen, wo die Blattgebilde in einer continuirlichen Spirale entstehen, zeigt auch die Blüthenaxe eine grössere Neigung zur Verlängerung (so z. B. Magnolien, manche Ranunculaceen, Calycanthus, Nymphaeaceen).—

1) Die wichtigste Arbeit über die Morphologie der Angiospermenblüthe ist Payer's: Traité d'organogénie de la fleur (Paris, 1857) mit 154 prachtvollen Kupfertafeln und vortrefflichem Text.

Hin und wieder sind innerhalb der Blüthe einzelne Axenglieder stark verlängert, so z. B. bei den Passifloren zwischen Corolle und Staubblättern, bei den Labiaten zwischen dem Andröceum und dem Fruchtknoten; derartige verlängerte Internodien der Blüthenaxe werden als Gynophorum (Fruchtträger) unterschieden.

Ausser den Geschlechtsblättern werden bei den Angiospermen regelmässig auch noch unterhalb derselben stehende Blätter zur Bildung der Blüthe herbeigezogen, die meist durch Grösse, Breite, Zartheit und Farbenpracht, vor Allem aber durch ihre Stellungsverhältnisse ausgezeichnet sind; sie bilden die Blüthen-

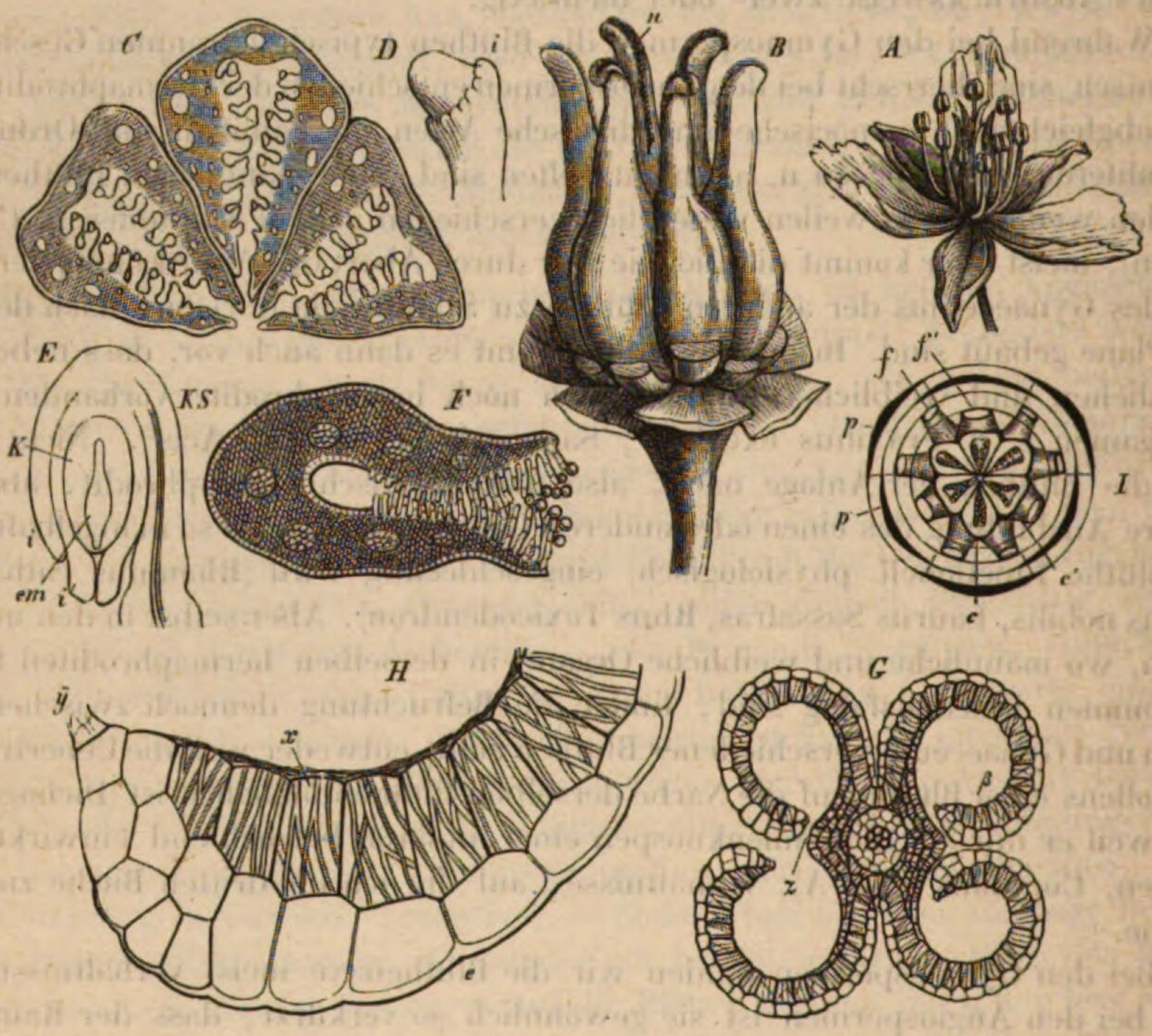


Fig. 331. Butomus umbellatus: *A* Blüthe in natürl. Gr. — *B* das Gymuaeceum nach Wegnahme des Perigons und der Staubblätter vergr.; *n* die Narben. — *C* Querschnitt durch drei der monomeren Fruchtknoten, jedes Carpell auf der Innenseite mit zahlreichen Samenknospen besetzt. — *D* eine junge Samenknospe, *E* eine solche unmittelbar vor der Befruchtung; *i i* die Integumente, *K* Knospenkern, *KS* die Raphe, *em* der Embryosack. — *F* Querschnitt durch den Narbentheil eines Carpells stärker vergr.; an den Narbenhaaren hängen Pollenkörner. — *G* Querschnitt einer Anthere; sie ist vierfächerig, die Ablösung der Klappen *β* bei *z* findet aber so statt, dass sie dann zweifächerig erscheint. — *H* Theil einer Klappe der Anthere (entsprechend *β* in *G*); *y* die Stellen, wo sie sich vom Connectiv abgelöst hat, *e* die Epidermis, *x* die fibröse Zellschicht (Endothecium). — *I* das Diagramm der ganzen Blüthe: das Perigon *p p* besteht aus zwei alternirenden dreigliedrigen Wirteln, das Andröceum ebenfalls, die Staubblätter des äusseren Wirtels sind aber verdoppelt (*f*), die des inneren *f'* einfach und dicker. Auch das Gynaeceum besteht aus zwei dreizähligen Quirlen, einem äusseren *c* und einem inneren *c'*. Es sind also sechs alternirende dreigliederige Wirtel mit Verdoppelung der Glieder im ersten Staubblattwirtel vorhanden.

hülle (Blume, Perianthium). Meist besteht sie aus zwei alternirenden Blattkreisen (Quirlen oder Spiralumläufen) und wenn der äussere grün gefärbt ist, so wird er als Kelch, der innere dann als Corolle bezeichnet. Indessen hat man zuweilen Ursache, den äusseren Hüllkreis auch dann, wenn er blumenblattartig zart und gefärbt ist, wie bei Helleborus, Nigella, Aconitum, doch als Kelch zu betrachten, da er mit dem typischen Kelch nahe verwandter Pflanzen in der Stellung übereinstimmt. — Das bei den Angiospermen vorhandene Streben, die Geschlechts-

organe mit zahlreichen Hüllen zu umgeben, macht sich ausserdem durch die besondere Ausbildung tiefer stehender, nicht zur Blüthe gehöriger Blätter oft geltend, am auffallendsten aber wohl durch die Bildung der **Cupula** bei den Cupuliferen; bei der Eiche ist diess der Napf, in welchem die Eichel sitzt; er entsteht durch eine nachträgliche Wucherung der Blüthenaxe unterhalb der Blüthe, die sich als Ringwall erhebt und blattartige Auswüchse bildet. Bei Fagus und Castanea umhüllt die stachelig viertheilige Cupula einen kleinen Blüthenstand; sie umschliesst die Früchte bis zur Reife, wo sie sich vierklappig öffnet.

Die Staubblätter der Angiospermen bestehen gewöhnlich aus einem schmalen, fadenförmigen oder bandartig verbreiterten Filament, welches oben in das Connectiv übergeht; rechts und links von diesem sitzt je eine Antherenhälfte, deren jede meist aus zwei Pollensäcken besteht; die ganze Anthere ist also meist aus vier paarig verwachsenen Pollensäcken (Loculamenten) zusammengesetzt oder vierfächerig; zuweilen enthält jede Antherenhälfte nur ein Loculament, die Anthere ist dann zweifächerig, wie bei den Asclepiadeen; achtfächerig ist sie dagegen nach Rosanoff bei vielen Acacien, indem in jeder Antherenhälfte je vier einzelne Urmutterzellen in kleinzelligem Antherengewebe sich differenziren; aus jeder derselben entsteht eines der aus 8, 12 bis 36 Zellen bestehenden, zusammengesetzten Pollenkörner.

Die morphologische Natur der Pollensäcke der Angiospermen ist noch nicht festgestellt, wie schon p. 391 gezeigt wurde. Die äussere Form der ganzen Anthere, sowie des Filaments ist sehr mannigfaltig, da sie indessen der alltäglichen Beobachtung leicht zugänglich ist, so können wir hier darüber hinweggehen; hier sei nur kurz auf die kaputzenförmigen Auswüchse am Rücken der Staubblätter von Asclepias, die Verbreiterung des Connectivs bei Viola und vielen Apocyneen, sowie auf die Gliederung zwischen Connectiv und Filament hingewiesen, durch welche die sogen. Anthera versatilis mancher Liliaceen u. a. entsteht. Verzweigt sich das Staubblatt unter der Anthera, so können die beiden Hälften derselben von einander entfernt werden, jede auf einem Zweig des Filamentes stehend (Althaea Fig. 341); das Connectiv kann sich quer zum Filament strecken, mit diesem ein *T* bildend, wie bei den Salvien, wo gewöhnlich noch die eine Antherenhälfte abortirt. Diese und unzählige andere, oft höchst sonderbare Formen des Staubblattes hängen aufs Innigste mit der Art wie die Bestäubung von bestimmten Insecten an bestimmten Blüthen bewirkt wird, zusammen, sind physiologisch sehr wichtig, aber morphologisch von untergeordnetem Werth.

Aehnlich verhält es sich mit der anatomischen Structur der Antherenwandung und der Art, wie die Pollensäcke sich öffnen; Letzteres geschieht entweder durch Poren am Scheitel der Anthere (Solanum, Erica, Caladium, Ceratophyllum), oder durch Ablösung kleiner Stücke der Antherenwand (wie eine Thür sich abbiegend), so z. B. bei Berberis, Laurineen, oder, und diess ist der häufigste Fall, jede Antherenhälfte öffnet sich durch einen Längsspalt in der Rinne zwischen ihren beiden Pollensäcken (Sutur) wie Fig. 331 *G* zeigt. Manche Antheren entlassen ihren Pollen überhaupt nicht freiwillig, er muss durch Insecten herausgezogen werden (Asclepiadeen, Orchideen).

Die äussere Zellschicht der Antherenwand (Epidermis) ist immer aus auf der

1) H. v. Mohl: »Ueber die fibrösen Zellen der Antheren« in dessen Verm. Schriften p. 62.

Innenseite glatten Zellen gebildet, die inneren Zellschichten (das Endothecium) sind ebenfalls glatt, wenn die Anthere nicht aufspringt; wenn sich kleine Klappen abheben (Berberis u. s. w.) so sind an diesen allein die inneren Zellschichten mit Verdickungsbändern besetzt (fibrös); den Uebergang von den Antheren mit nicht fibrösem Endothecium zu denen mit fibrösen Zellen in diesem bilden nach Mohl die Gräser (Zea Mais faserlos, Stipa capillata mit fibrösem Endothecium). Die nach innen protuberirenden Verdickungsfasern der Endotheciumzellen fehlen meist auf der Aussenwand der betreffenden Zellen, an den Seitenwänden sind sie meist senkrecht zur Oberfläche der Antherenwand, auf der Innenwand der Zellen verlaufen sie quer oder sie sind hier netzartig oder sternförmig verbunden. Das Endothecium besteht oft nur aus einer fibrösen Zellschicht, zuweilen aus mehreren, bei Agave americana z. B. aus 8—12. Indem sich die dünnwandigen Epidermiszellen der Anthere stärker als die mit Verdickungsbändern versehenen beim Austrockenen zusammenziehen, entsteht eine Spannung, welche die Antherenwand nach aussen concav zu machen sucht und das Abreissen in der Sutur bewirkt.

Die Carpelle der Angiospermen bilden immer durch Verwachsung einen die Samenknospen enthaltenden hohlen Körper, den Fruchtknoten (Germen, ovarium); der obere Theil der erwachsenen Fruchtblätter bildet sich als Narbe aus; erhebt sich diese auf einem unterscheidbaren Träger, so wird er als Griffel, Staubweg (Stilus) unterschieden.

In Bezug auf die Bildung des Ovariums ist zunächst der oberständige und der unterständige Fruchtknoten zu unterscheiden; jener wird ausschliesslich von den Carpellen, dieser aber zum Theil oder ganz von der ausgehöhlten Blüthenaxe gebildet, die auf ihrem oberen Rande die Blattgebilde der Blüthe trägt. Die Bildung des unterständigen Fruchtknotens gehört zu den zahlreichen in den Angiospermenblüthen vorkommenden Verschiebungen während des Wachsthums und soll weiter unten an Beispielen erläutert werden; vieles, was von den Gestaltungsverhältnissen des oberständigen Ovariums zu sagen ist, gilt auch von denen des unterständigen.

Der oberständige Fruchtknoten kann von einem einzelnen Carpell gebildet werden, dessen Ränder nach vorn (innen) umgeschlagen der Länge nach mit einander verwachsen (monomerer Fruchtknoten); eine Blüthe kann entweder einen einzigen solchen monomeren Fruchtknoten enthalten, wie bei den Leguminosen (Fig. 332) oder mehrere, wie bei Butomus (Fig. 331), Ranunculus, Magnolia u. v. a. Der monomere Fruchtknoten ist der Anlage nach immer einfächerig, kann aber durch nachträgliche Wucherungen an der Innenseite der Carpelle mehrfächerig werden.

Viel häufiger ist der polymere Fruchtknoten, der durch Verwachsung sämmtlicher Carpelle einer Blüthe entsteht. Es sind hierbei vorzugsweise zwei Fälle zu unterscheiden: der polymere Fruchtknoten ist nämlich der Anlage nach entweder einfächerig oder mehrfächerig; jenes, wenn zwei oder mehr Carpelle mit ihren Rändern einfach der Länge nach verwachsen (Gentiana), ohne dass diese sich nach innen schlagen, oder wenn sie sich nach innen schlagen, verwachsen sie doch nicht so, dass mehrere von einander abgeschlossene Höhlungen entstehen (Papaver). — Dagegen kommt ein der Anlage nach mehrfächeriger Fruchtknoten zu Stande, wenn zwei oder mehr Carpelle ihre Ränder so nach innen biegen und dabei seitlich so mit einander verwachsen, dass der von ihnen gemeinsam um-

grenzte Fruchtknoten mehrere Höhlungen enthält. Würde sich der Leser z. B. die sechs Carpelle oder die sechs monomeren Fruchtknoten in Fig 331 mit ihren seitlich an einander liegenden Flächen während der Entstehung verschmolzen denken, so hätte man einen sechsfächerigen polymeren Fruchtknoten [1]. Zuweilen betheiligt sich die in das Ovarium hinaufragende Blüthenaxe bei der Bildung der Fächer, wofür Fig. 340 ein erläuterndes Beispiel liefert. — Beispiele zweifächeriger Fruchtknoten geben die Solaneen, von dreifächerigen die Liliaceen, von fünffächerigen Hibiscus u. v. a. Der innere Bau des polymeren Ovariums kann zuweilen ein fremdartiges Aussehen annehmen, wenn die eingeschlagenen Carpellränder nicht bloss bis in das Centrum reichen, sondern sich noch einmal zurückschlagen (Cucurbitaceen) oder wenn die Placenten oder andere Theile starke Wucherungen erleiden. So wird der der Anlage nach zweifächerige Fruchtknoten der Labiaten und Borragineen vierfächerig (es entstehen vier »Clausen«), der wirklich fünffächerige Fruchtknoten von Linum wird scheinbar zehnfächerig, indem von der Mediane jedes Carpells ein leistenförmiger Vorsprung nach innen wächst u. s. w.

Die Narbe (Stigma) scheint gewöhnlich aus den Rändern am Scheitel der Carpelle gebildet zu werden; durch Verwachsung mit den Narbentheilen der benachbarten Carpelle oder sonst wird dieses Verhalten aber meist verwischt. Ueberhaupt nimmt die Narbe oft die wunderlichsten Formen an, die immer in bestimmter Beziehung zu der Art und Weise der Pollenübertragung stehen. Gewöhnlich ist die Narbenfläche mit Papillen oder Haaren besetzt und scheidet zur Zeit, wo sie empfängnissfähig wird eine klebrige Flüssigkeit aus, an der die Pollenkörner haften, welche hier zugleich die zur Bildung des Pollenschlauches nöthige Feuchtigkeit finden.

Die Narbe findet sich seltener unmittelbar über dem Fruchtknoten (Papaver, Nuphar), meist ist sie von diesem durch den Griffel (Stilus) getrennt, oft hoch über diesen erhoben. Die Griffel bestehen also aus den mittleren, meist schmalen, stielförmig verdünnten Theilen der Carpelle; sie können ganz frei sein, so das jedes Carpell (wenn auch unten, am Fruchtknoten mit anderen verwachsen) in seinem isolirten Griffel ausläuft (Nigella u. v. a.), oder sie sind unter sich verwachsen, entweder vom Fruchtknoten bis zur Narbe oder nur unten und dann oben sich zertheilend oder selbst verzweigend. Man kann demnach aus der Zahl der Griffel nicht immer auf die der Carpelle und umgekehrt schliessen. Nach Payer giebt es auch Griffel, die nicht als directe Fortsetzung des den Fruchtknoten bildenden Carpells zu betrachten sind; bei der Mehrzahl der Gramineen (Triticum), wo nur ein Carpell vorhanden ist, sind nach ihm die beiden Griffel sammt ihren Narben die Verlängerungen zweier seitlicher Blattnerven dieses Carpells, sie würden also als Zweige des Fruchtblattes gelten können. Der Griffel ist zuweilen mit anderen Blüthentheilen verwachsen, so bei den Orchideen mit dem fertilen Staubblatt, noch auffallender bei den Aristolochien, wo die sechs Antheren unter der Narbe am Umfang des kurzen dicken Griffels sitzen in Folge frühzeitig eintretender Ver-

1) Dieser fingirte Fruchtknoten würde aus Carpellen zweier übereinander stehenden Kreise bestehen; etwas Derartiges, aber noch verwickelter durch Verschiebung des Torus kommt bei Punica Granatum vor, wo zwei Etagen von Höhlungen in dem halb unterständigen Ovarium enthalten sind.

schiebungen und Verwachsungen in der Blüthe. Bei den Asclepiadeen kommt dagegen das sonderbare Verhalten vor, dass die beiden Carpelle mit einander nicht verwachsen sind, zwei monomere Fruchtknoten bilden, während die Scheiteltheile beider zu einem dicken fünfeckigen Körper verschmelzen, der die Narben trägt und an den sich die fünf Antheren dicht anlegen.

Die Samenknospen der Angiospermen entspringen gewöhnlich am Rand der Carpelle (Fig. 332) und entsprechen alsdann morphologisch den Fiederblättern oder Lappen eines Blattes; in diesem Falle ist also jeder Rand des Carpells

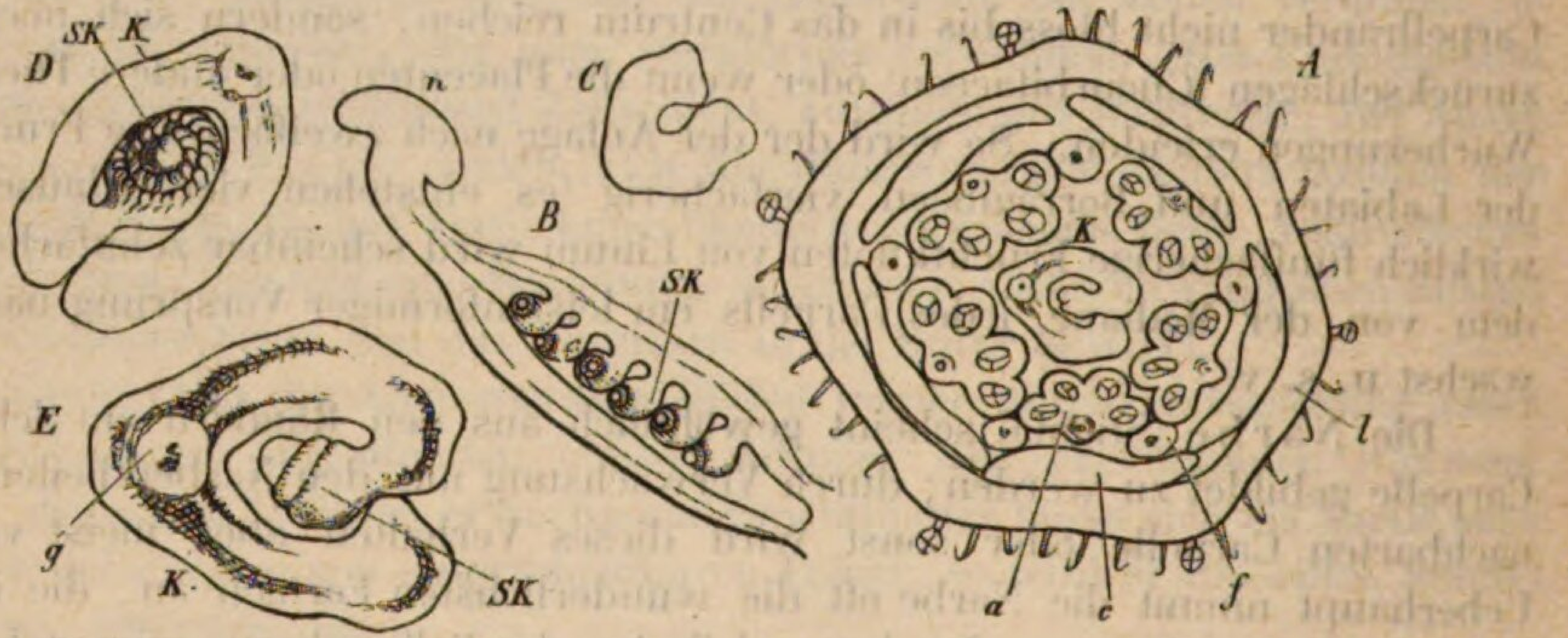


Fig. 332. Phaseolus vulgaris: *A* Querschnitt einer Blüthenknospe; *l* Röhre des Kelches; *c* Corollenblätter (petala), *f* die Filamente der längeren, *a* die Antheren der kürzeren Staubblätter, in deren Loculamenten die Pollenmutterzellen zu sehen sind, *k* das Carpell. — *B* Längsschnitt eines jungen Carpells mit Samenknospen *sk* und Narbe *n*. — *C* Querschnitt eines noch jüngeren Carpells, noch ohne Samenknospe. — *D* und *E* Querschnitte älterer Carpelle mit Samenknospe *sk*, der Fruchtknotenwand *k* und dem Fibrovasalstrang des Mittelnerven *g* (wenig vergr.).

eine Placante, und wenn die Ränder verwachsen, so sind typisch zwei Reihen von Samenknospen an der Verwachsung (Naht) vorhanden; die beiden Ränder können aber zu einer mehr oder minder wulstartigen Placenta verschmelzen; von den beiden Samenknospen oder beiden Reihen von Samenknospen kommt übrigens oft nur eine zur Ausbildung. — In manchen Fällen (Butomus, Papaver, Nuphar) wird aber die ganze Innenfläche des Carpells oder ein Theil derselben zur Placenta, aus welcher zahlreiche Samenknospen entspringen. Ihrem morphologischen Werthe nach können derartige Samenknospen als Blattauswüchse betrachtet werden; sie lassen sich vergleichen mit denen von Cupressus, Thuja uud anderer Coniferen, deren Samenknospen aus der Oberseite des

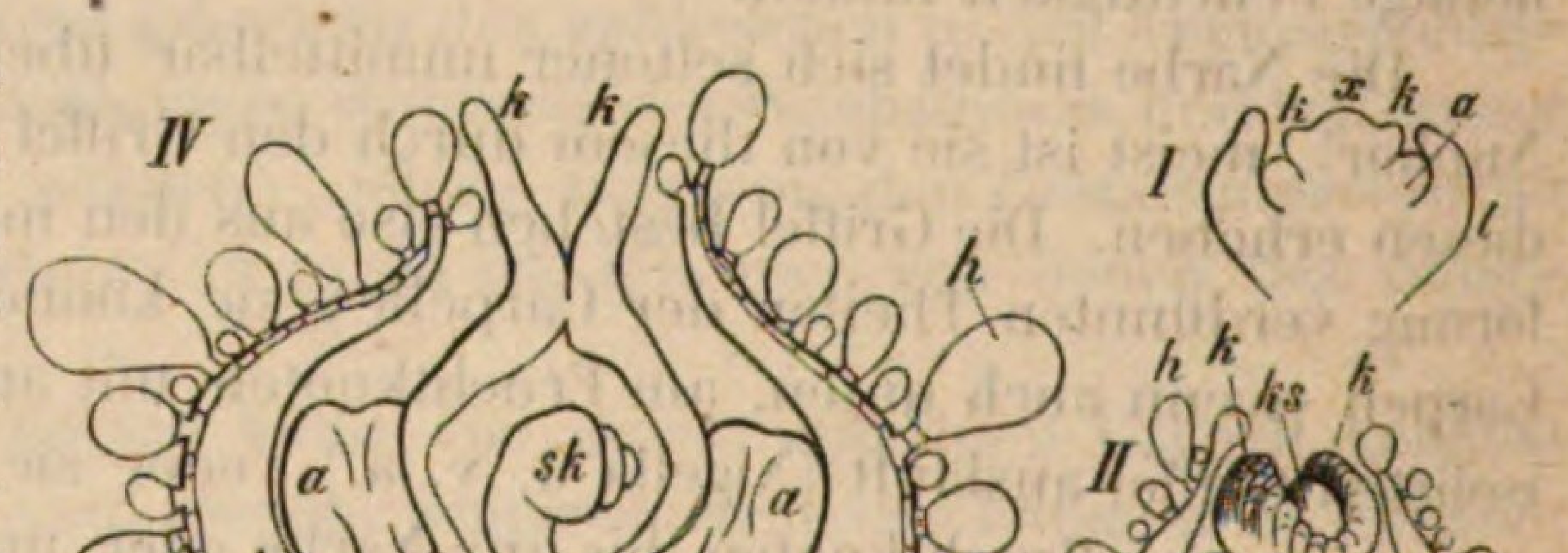


Fig. 333. Chenopodium Quinca; *I—IV* Entwickelung der Blüthe (Längsschnitt): *l* der Kelch mit Drüsenhaaren *h* besetzt, *a* Antheren, *k k* Carpell, *sk* Samenknospe, *x* Scheitel der Blüthenaxe. *V* Querschnitt einer Anthere mit vier Pollensäcken am Connectiv *on* (stark vergr.).

Carpells, wenn auch tief unten an der Basis (fälschlich aus der Axel) entspringen. Bei vielen Angiospermen sind aber die Samenknospen nicht Theile des Carpells, sondern genetisch von ihm ganz unabhängig; sie entspringen dann unmittelbar aus der Blüthenaxe selbst und müssen somit als morphologische Aequivalente ganzer Blätter betrachtet werden, denn an der Blattnatur dieser Samenknospen überhaupt lässt sich nach den Arbeiten Cramer's nicht wohl mehr zweifeln. Es kön-

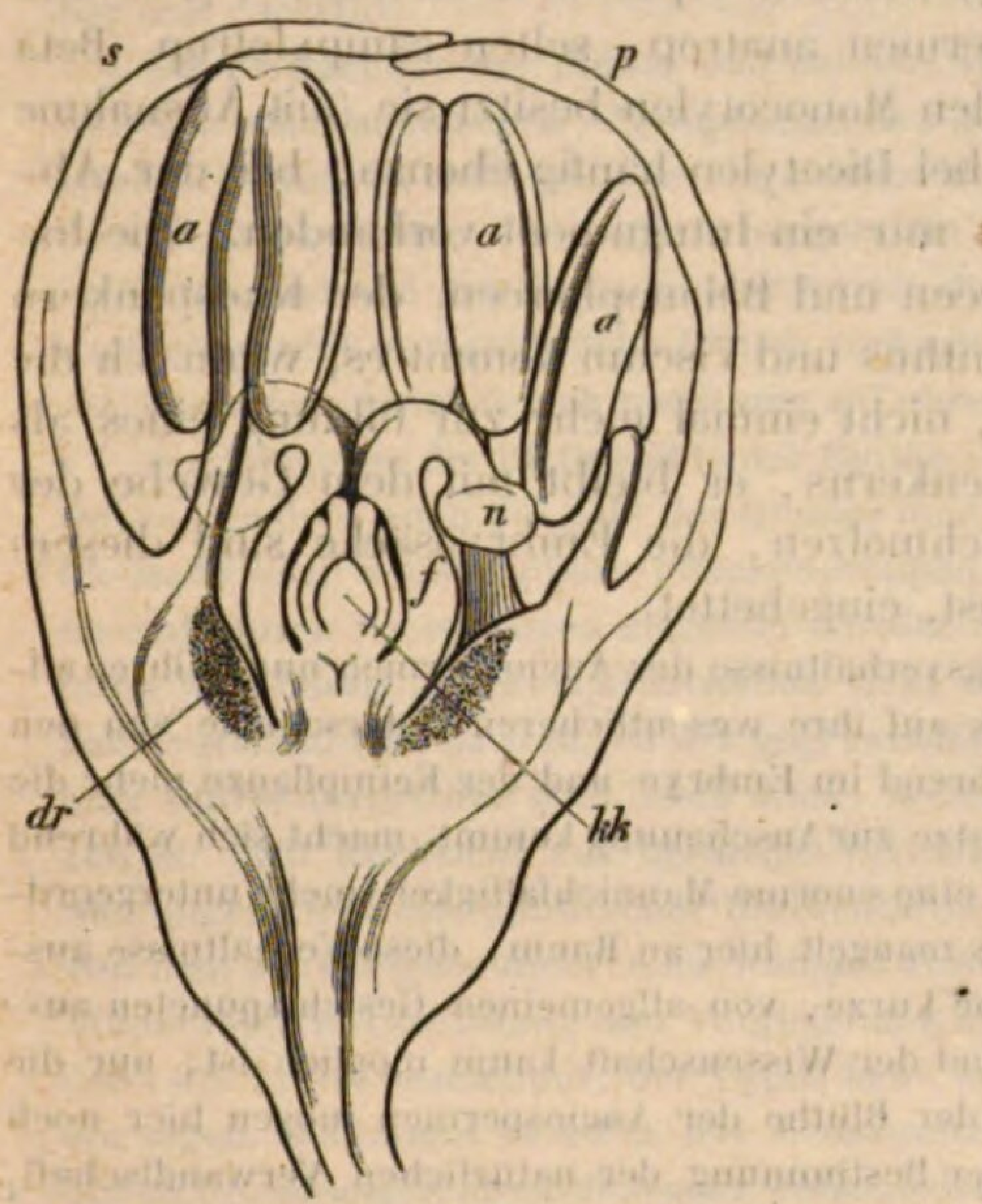


Fig. 334.

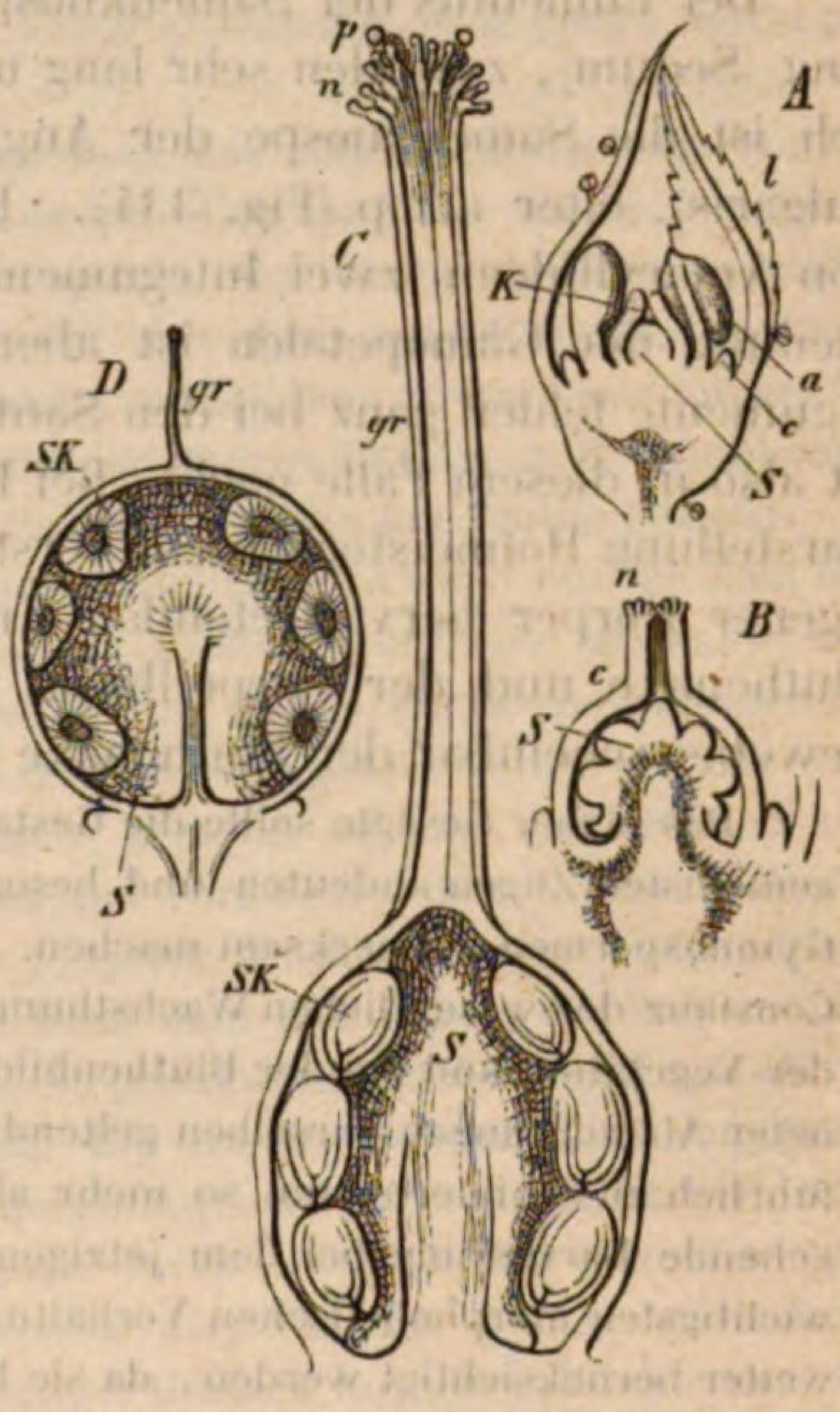


Fig. 335.

Fig. 334. **Rheum undulatum**, Längsschnitt der Blüthe: *s* Blatt des äusseren Hüllkreises, *p* ein solches des inneren; *a a* die Antheren (von den neun vorhandenen nur drei zu sehen); *f* der Fruchtknoten, *n* die Narben. *kk* Kern der Samenknospe. — *dr* Drüsengewebe am Fusse der Filamente, die Nectarien darstellend.

Fig. 335. **Anagallis arvensis**: *A* junge Blüthenknospe im Längsschnitt, *l* Kelchblätter, *c* Corolle, *a* Antheren, *k* Carpell, *S* der Scheitel der Blüthenaxe. — *B* das weiter entwickelte Gynaeceum nach Anlegung der Narbe *n* und der Samenknospen am axilen Träger *S*. — *C* das zur Befruchtung reife Gynaeceum; *p* Pollenkörner auf der Narbe *n*, *gr* Griffel, *S* der axile Träger der Samenknospen *SK*. — *D* unreife Frucht; der Samenträger *S* ist pulpös geworden und so angeschwollen, dass er die Räume zwischen den Samen *SK* ausfüllt.

nen hier zwei Fälle eintreten; entweder die Blüthenaxe hört nach der Production der Carpelle auf zu wachsen; ihr Scheitel bildet sozusagen den Boden der Fruchtknotenhöhle und dann ist die einzelne Samenknospe scheinbar central, sie erscheint als Fortsetzung der Blüthenaxe, zumal dann, wenn sie aufrecht und atrop ist (Fig. 333 und 334). Nach den von Cramer für die Compositen gelieferten Beweisen für die seitliche Stellung derartiger Samenknospen und für die Fähigkeit der Blüthenaxe, n e b e n der scheinbar terminalen Samenknospe weiter fortwachsen zu können, darf man aber annehmen, dass auch in anderen Fällen die scheinbar terminalen Samenknospen nur seitliche Auswüchse an dem unentwickelten Scheitel der Blüthenaxe sind. Ganz unzweifelhaft wird dieses Stellungsverhältniss in dem anderen Falle (Fig. 335), wo die Blüthenaxe sich innerhalb des Fruchtknotens als eine zapfenartige Fortsetzung erhebt und unter ihrem Scheitel

zahlreiche seitliche Samenknospen erzeugt; besonders bei den Primulaceen zeigt sich deutlich, dass die Spitze dieser »Axenplacenta« nicht zur Samenknospe sich umbildet, sondern steril endigt (Fig. 335, *B*, *C*, *s*); an der Blattnatur dieser seitlich aus der Blüthenaxe entspringenden Samenknospen ist um so weniger zu zweifeln, da Cramer gerade an ihnen alle Uebergänge des Funiculus und der Integumente in Laubblatttheile beobachtet hat, an denen der Knospenkern selbst wieder nur ein seitlicher Auswuchs ist.

Der Funiculus der Samenknospe ist oft sehr kurz (Fig. 334) in anderen Fällen lang (Sedum), zuweilen sehr lang und gewunden (Opuntia ficus indica); gewöhnlich ist die Samenknospe der Angiospermen anatrop, selten campylotrop (Beta vulgaris), öfter atrop (Fig. 334). Bei den Monocotylen besitzt sie (mit Ausnahme von Amaryllideen) zwei Integumente, bei Dicotylen häufig ebenso, bei der Abtheilung der Gamopetalen ist aber oft nur ein Integument vorhanden. Die Integumente fehlen ganz bei den Santalaceen und Balanophoreen, der Knospenkern ist also in diesem Falle nackt. Bei Loranthus und Viscum kommt es, wenn ich die Darstellung Hofmeister's recht verstehe, nicht einmal mehr zur Bildung eines als eigener Körper hervortretenden Knospenkerns, er bleibt mit dem Gewebe der Blüthenaxe und der Carpellbasis verschmolzen, die Embryosäcke sind diesem Gewebe, scheinbar der Blüthenaxe selbst, eingebettet.

Das bisher Gesagte sollte die Gestaltungsverhältnisse der Angiospermen nur in ihren allgemeinsten Zügen andeuten und besonders auf ihre wesentlicheren Unterschiede von den Gymnospermen aufmerksam machen. Während im Embryo und der Keimpflanze mehr die Constanz der wesentlichen Wachsthumsgesetze zur Anschauung kommt, macht sich während der Vegetation und bei der Blüthenbildung eine enorme Mannichfaltigkeit mehr untergeordneter Abänderungen derselben geltend. Es mangelt hier an Raum, diese Verhältnisse ausführlich zu schildern, um so mehr als eine kurze, von allgemeinen Gesichtspuncten ausgehende Darstellung bei dem jetzigen Stand der Wissenschaft kaum möglich ist; nur die wichtigsten morphologischen Verhältnisse der Blüthe der Angiospermen mögen hier noch weiter berücksichtigt werden, da sie bei der Bestimmung der natürlichen Verwandtschaft, also bei der wissenschaftlichen Systematik vorzugsweise massgebend sind.

a) Stellungsverhältnisse der Blüthe. Es ist hier zunächst zu unterscheiden zwischen der Stellung der ganzen Blüthe zu ihrer Mutteraxe und der Stellung der einzelnen Blattgebilde untereinander. Ist die Blüthe, wie gewöhnlich, ein Axelspross, so heisst das Blatt, aus dessen Axel sie entspringt, das Mutterblatt, Tragblatt, Deckblatt (oder Bractea), welches in sehr verschiedener Weise ausgebildet sein kann, meist aber der Hochblattformation angehört. Zuweilen entwickelt sich das Tragblatt gar nicht, es wird nicht sichtbar, abortirt; so bei den Cruciferen. Der untere Theil der Blüthenaxe, der Blüthenstiel, erzeugt gewöhnlich einige, meist zwei, kleine (selten laubartige) Blättchen, die Vorblätter oder Bracteolen, die ebenfalls zuweilen abortiren und deren Existenz in solchen Fällen oft auf Umwegen, durch Vergleichung mit nahe verwandten Pflanzen, erschlossen werden muss. Es ist nun für die Orientirung in den Stellungsverhältnissen der Blüthe wichtig, die Lage der Vorblätter zum Tragblatt und zum ersten Blattkreis der Blüthe zu beachten. Um eine bequeme Ausdrucksweise zu gewinnen, bezeichnet man an einer axillären Blüthe ihre dem Mutterblatt zugekehrte Seite als die vordere, die der Mutteraxe zugekehrte als die hintere; es ergiebt sich dann von selbst, was man als rechte und linke Seite der Blüthe zu bezeichnen habe. Denkt man sich durch die Axe der Blüthe einen Längsschnitt (Ebene) so gelegt, dass dieser zugleich die Axe des Mutterblattes und die (mathematische) Axe des Muttersprosses enthält, so wird dadurch der ganze Blüthenspross in eine linke und eine rechte oder in die beiden lateralen Hälften getheilt; wir wollen im Folgenden diesen Schnitt den Medianschnitt oder die Medianebene nennen; alle Blattgebilde an der Blüthenaxe, deren Wachsthumsaxen

in diese Ebene fallen, haben alsdann mediane Stellung. Denkt man ferner eine zweite Ebene rechtwinkelig zur vorigen so gelegt, dass ihre Durchschnittslinie mit jener zugleich die mathematische Axe der Blüthe ist, so kann sie als Lateralschnitt bezeichnet werden, sie theilt die Blüthe in eine hintere und vordere Hälfte, und alle Blattgebilde der Blüthe, deren Wachsthumsaxen in den Lateralschnitt fallen, heissen dann lateral gestellt. Zwei Ebenen, welche die rechten Winkel zwischen Lateral- und Medianebene halbiren, können als Diagonalschnitte bezeichnet werden.

Die Zahl und gegenseitige Stellung der Blattgebilde in einer Blüthe ist sehr verschieden bei verschiedenen Pflanzen, aber bei jeder Gattung, Familie, Ordnung meist genau bestimmbar und constant.

Die Blattgebilde der Blüthe sind bei den Angiospermen nur selten spiralig angeordnet; so bei den Ranunculaceen, Nymphaeaceen, Magnoliaceen, Calycantheen (unter den Dicotylen). In diesem Falle kann je ein Umlauf der Blattspirale oder deren mehrere als Kelch, Corolle, Androeceum, Gynaeceum ausgebildet sein oder aber diese verschiedenen Blattformationen sind von den Umläufen der Spirale unabhängig, zumal dann, wenn diese zahlreiche Umläufe macht und zahlreiche Blätter vorhanden sind (indefinirte Blüthen, z. B. Nymphaea), ein Verhalten, welches sich meist nur auf einzelne Blattformationen der Blüthe bezieht.

Sind dagegen die Blattgebilde der Blüthe in Quirle gestellt, so ist nicht nur die Zahl der Quirle, sondern auch die Zahl der Glieder innerhalb der einzelnen Quirle eine bestimmte und für mehr oder minder grosse Pflanzengruppen constant. Die ursprüngliche Anordnung wird aber oft durch Fehlschlagen einzelner Glieder eines Quirles oder ganzer Quirle bei der weiteren Ausbildung gestört und zuweilen sieht man sich, gestützt auf die Vergleichung mit nahe verwandten Pflanzen, zu der gegründeten Annahme veranlasst, dass einzelne Glieder oder Quirle ausgefallen sind, auch dann, wenn die jüngsten Blüthenknospen nichts davon zeigen. Mit Rücksicht auf derartige Verhältnisse kann man nun häufig die Zahlen- und Stellungsverhältnisse zahlreicher Blüthenformen auf ein gemeinsames Schema zurückführen, von dem sie übrigens mehr oder weniger abweichen. Ein solches Schema, auf sorgfältige Studien der Entwickelung und Vergleichung aller morphologischen Verhältnisse basirt, wird dann als Typus bezeichnet; der Typus kann am besten durch einen idealen Grundriss oder ein sogen. Diagramm (wie Fig. 331 *J*) dargestellt werden und lässt oft die verwandtschaftlichen Beziehungen äusserlich ganz verschieden geformter Blüthen mit einem Blick erkennen. Dieses Verfahren ist natürlich auch auf die Blüthen mit spiraliger Blattstellung anwendbar. So lassen sich z. B. die meisten Monocotylenblüthen auf einen Typus zurückführen, in welchem alle Quirle dreizählig und alternirend sind; die Zahl dieser Quirle ist oft fünf, nämlich zwei für das Perigon, zwei für das Androeceum, einer (oder zwei) für das Gynaeceum. Bei vielen Dicotylen dagegen ist die Blüthe typisch aus vier alternirenden fünfgliedrigen Quirlen (Kelch, Corolle, Androeceum, Gynaeceum, zusammengesetzt; bei den Fumariaceen besteht die Blüthe (abgesehen von den Vorblättern) aus sechs Paaren decussirter Blattgebilde. Für den Typus mit spiralig gestellten Blättern wurden schon oben Beispiele genannt.

Die Blattgebilde der Blüthe entstehen in acropetaler Ordnung; sind sie spiralig geordnet, so treten sie in ihrer Divergenz entsprechender Reihenfolge auf; bei quirliger Stellung entstehen die Glieder der einzelnen Quirle gewöhnlich simultan, die Quirle selbst folgen einander von unten nach oben (aussen nach innen); nach Payer's ausgedehnten Untersuchungen macht aber der äussere Quirl eine Ausnahme, wenn seine Gliederzahl unpaarig (drei oder fünf) ist; in diesen Fällen nämlich entstehen die Glieder (äussere Perigon- oder Kelchblätter) so, als ob sie einer Spirale nach der Divergenz $^1/_3$ oder $^2/_5$ angehörten.[1]) Sind dagegen die

1) Dieses Verhalten gewährt einen Einblick in die mechanischen Ursachen der Blattstellung, zumal in die Art und Weise, wie die Stellung schon angelegter Blätter auf die Stellung und Entwickelungsfolge der noch anzulegenden einwirken kann; wenn auch der äussere Hüllkreis der Blüthe noch succedan in spiraliger Folge nach $^1/_3$ oder $^2/_5$ Divergenz angelegt wird, so gewinnen seine Glieder doch factisch die Stellung, als ob sie einen echten Quirl bildeten; wird

Quirle zweigliedrig, so entsteht auch das erste Paar simultan (Organogénie de le fleur p. 707).

Die auf einen und denselben Typus zurückführbaren Blüthen verschiedener Arten, Gattungen, Familien unterscheiden sich nun unter einander vorzugsweise darin, dass in Vergleich zum Typus die Zahl der Kreise und die Zahl der Glieder einzelner Kreise sich entweder vermehrt oder vermindert. Die Verminderung der Zahl bezeichnet man als Fehlschlagen oder Abortus; in manchen Fällen gelingt es, an den jüngsten Entwickelungszuständen die später abortirenden Glieder noch nachzuweisen; in anderen Fällen ist dies unmöglich; der Abortus bestimmter Glieder oder Kreise kann dann nur aus der Vergleichung mit nahe verwandten Pflanzen und aus der Stellung der übrigen Theile gefolgert werden. So kommt es zuweilen vor, dass die gesammte Corolle vollständig abortirt (die Blüthe apetal wird), was man aus dem Vorkommen der Corolle bei den verwandten Formen und der Stellung des Androeceums zum Kelch folgert; abortirt in einer Blüthe das ganze Androeceum, so wird sie weiblich, schlagen alle Carpelle fehl, so ist sie durch Abort männlich (Cucurbitaceen). Eine Verminderung der Gliederzahl eines Kreises kann durch Fehlschlagen eintreten, so z. B. werden die Labiaten viermännig durch Abort eines Staubblattes von den fünf der Anlage nach vorhandenen, aber eine Verminderung der Gliederzahl wird auch erreicht durch frühzeitige Verwachsung zweier oder mehrerer Glieder eines Kreises; so sind z. B. bei Cucurbita fünf Staubblätter vorhanden, zwei Paare derselben aber verwachsen so, dass sie mit dem fünften, nicht verwachsenen einen dreizähligen Quirl bilden.



Fig. 336. Cucurbita Pepo, Entwickelung des Androeceums nach Payer; in allen drei Figuren steht das einfache Staubblatt rechts, hinten und links je ein paariges, aus zweien verwachsenes Staubgefäss. Die Antheren wachsen stark in die Länge und machen krause Windungen.

Auch die Vermehrung der Glieder innerhalb eines Cyclus kann auf verschiedene Art erfolgen: bei spiraliger Stellung der Blattgebilde der Blüthe z. B. dadurch, dass mit dem Fortschreiten der Spirale die Divergenz kleiner wird. In den verticillirten Blüthen kommt häufig eine Vermehrung der Gliederzahl durch frühzeitig eintretende Verzweigung der betreffenden Blattgebilde zu Stande; an Stelle eines Staubfadens stehen dann deren zwei oder ein Bündel von vielen Staubfäden. In manchen Fällen ist es auch an der entwickelten Blüthe deutlich zu erkennen, dass z. B. die Gruppen zahlreicher Staubfäden ebenso vielen aber verzweigten Staubblättern entsprechen (Ricinus, Tristania macrophylla u. a.); findet aber die Verzweigung sehr zeitig, schon bei der ersten Anlage statt, so scheinen dann später zwei oder mehr ganz isolirte Staubblätter (zuweilen auch Carpelle) neben einander zu stehen, wie z. B. bei Butomus im unteren Staubblattwirtel (Fig. 331), ein Verhalten, welches von Payer als Dedoublement bezeichnet wird.

Bei Hypericum, Sparmannia, manchen Capparideen u. a. stehen an Stelle je eines Staubblattes ganze Bündel von solchen; sie sind durch wiederholte Verzweigung entstanden; in solchen Fällen tritt in der jungen Blüthenknospe nach Anlage der Corolle ein

nun der folgende Hüllkreis angelegt, so entstehen die Glieder desselben nicht nur gleichzeitig, sondern auch meist über den Zwischenräumen der vorigen, als ob der äussere Quirl ein echter wäre: durch die Entwickelung der Glieder eines Spiralumlaufs als Scheinquirl wird also der Anlass zur Bildung eines simultanen, mit jenem alternirenden folgenden Quirls gegeben (vergl. p. 174).

Quirl von Protuberanzen hervor, als ob nur die typische Anzahl von Staubblättern entstehen sollte; aber bald sprossen aus jeder Portuberanz mehrere kleinere Portuberanzen hervor, die sich zu Staubblättern umbilden; sie können später mit ihren unteren Theilen verwachsen erscheinen (Hypericum) oder ganz getrennt sein (wie bei Butomus); ähnliche Verhältnisse kehren auch bei den Carpellen wieder, wo sie aber noch schwieriger zu constatiren sind. Einen der interessantesten Fälle hat Eichler bei den Fumariaceen nachgewiesen, wo zuweilen (Dicentra, Corydalis) die Staubblätter des einen Kreises abortiren, die der anderen dagegen sich so ausbilden, dass statt zwei opponirten einfachen Staubfäden deren zwei Gruppen vorhanden sind; jede Gruppe besteht aus einem mittleren und zwei seitlichen Staubfäden, der mittlere hat eine vierfächerige (ganze) Anthere, die seitlichen je eine zweifächerige (halbe) Anthere; Eichler betrachtet den mittleren Staubfaden jeder Gruppe als das eigentliche Staubblatt, die seitlichen als dessen Nebenblätter (Stipulae). Bei den Hypecoeen wird die Sache noch complicirter, indem dort die Stipularstaubfäden der opponirten Staubblätter paarweise verwachsen, wodurch ein scheinbar viergliedriger Staubblattquirl entsteht.

Die bisher im Allgemeinen kurz angedeuteten Verhältnisse werden an einzelnen genauer untersuchten Beispielen leichter verständlich werden. Nach Eichler's [1]) sehr ausführlichen und ausgezeichneten Untersuchungen gestaltet sich das morphologische Schema der Fumariaceenblüthe folgendermaassen: Typus regelmässig binär (alle Kreise sind decussirte zweigliedrige Quirle).

1) zwei Bracteolen, lateral (häufig abortirt);
2) zwei Kelchblätter, median;
3) zwei untere Blumenblätter, lateral;
4) zwei obere Blumenblätter, median;
5) zwei untere Staubblätter, lateral (immer entwickelt, vergl. oben);
6) zwei obere Staubblätter, median (stets abortirt);
7) zwei Fruchtblätter, lateral.

Nach demselben Autor ist das Schema der Cruciferenblüthe von dem der Fumariaceen nur wenig verschieden, obgleich vermöge der ganz verschiedenen Form der Blattgebilde, die Blüthen beider Familien keine äussere Aehnlichkeit mit einander haben;

Cruciferen: Typus bis auf die viergliederige Corolle regelmässig binär;
Bractee: gewöhnlich abortirt;
Bracteolen: zwei laterale, gewöhnlich abortirt;
Kelch: 1) zwei untere Blätter, median;
2) zwei obere Blätter, lateral;
Krone: vier Blätter, diagonal (zuweilen abortirt);
Androeceum: 1) zwei untere kürzere Staubblätter, lateral und einfach (zuweilen abortirt);
2) zwei obere längere Staubblätter, median, durch Verdoppelung = vier Staubblätter (zuweilen einfach; bei Atelanthera nur gespalten, die Zweige mit einfachen Antheren);
Gynaeceum: zwei Carpelle, lateral (bei Tetrapoma und Holargidium sind noch zwei obere mediane vorhanden, mit jenen einen vierklappigen Fruchtknoten bildend).

Endlich ist nach Eichler bei den Cleomeen (einer Abtheilung der Capparideen) der Typus bis auf die viergliedrige Corolle ebenfalls binär:
Bractee: (mitunter abortirt) Dactylaena;
Bracteolen: zwei laterale (mitunter abortirt);
Kelch: 1) unterer Wirtel, median,
2) oberer Wirtel, lateral;

1) A. W. Eichler: Ueber den Blüthenbau der Fumariaceen, Cruciferen und einiger Capparideen in Flora 1865, Nr. 28—35.

Krone: vier Blätter, diagonal;
Androeceum: 1) zwei untere Staubblätter, lateral (selten durch Verzweigung vermehrt);
2) zwei obere Staubblätter, median; mitunter einfach, gewöhnlich durch zwei Paar ersetzt, zuweilen mehrfach zertheilt);
Gynaeceum: zwei Carpelle, lateral.

Ein Beispiel für eine Blüthe mit dreigliedrigen alternirenden Quirlen wird durch unsere Fig. 331 an Butomus versinnlicht; es sind zwei Hüllkreise, zwei Staubblattkreise, zwei Carpellkreise vorhanden; der erste (untere) Staubblattkreis ist dreipaarig durch Verdoppelung der drei Glieder.

A. Braun[1]) verdankt man eine ausführliche Darstellung spiralig aufgebauter Blüthen, besonders derer von Delphinium, Nigella, Aconitum.

Bei Delphinium, Abtheilung Consolida, ist der Kelch ein Cyclus der $^2/_5$ Stellung, dann erleidet die Divergenz eine kleine Veränderung, ohne aber von $^2/_5$ auffallend abzuweichen; der erste Cyclus dieser »Annäherungsstellung« ist die Blumenkrone, die drei folgenden Cyclen sind die Staubblätter, den Schluss macht ein Carpell.

Bei Nigella, Abtheilung Garidella, ist der erste $^2/_5$ Cyclus Kelch, der zweite die Blumenkrone, dann folgt unbestimmt begrenzte Annäherungsstellung an $^3/_8$ Divergenz, und zwar bilden die Staubblätter ein bis zwei Cyclen derselben, den Schluss machen zwei bis drei Carpelle.

Bei Delphinium, Abtheilung Delphinellum, ist der Kelch ein $^2/_5$ Cyclus, die Blumenkrone ein $^3/_8$ Cyclus, dann folgen zwei bis drei Cyclen einer Annäherungsstellung an $^3/_8$ als Staubblätter, die Spirale schliesst mit drei Carpellen.

Bei Nigella, Abtheilung Eunigella, ebenso, aber drei bis zehn Staubblattumläufe und dann fünf bis acht Carpelle.

Delphinium, Abtheilung Staphisagria, und Aconitum: der Kelch ist ein $^2/_5$ Cyclus, die Blumenkrone ein $^3/_8$ Cyclus, die Staubblätter bilden ein bis zwei Cyclen der $^8/_{21}$ oder der $^{13}/_{34}$ Divergenz; drei bis fünf (selten mehr) Fruchtblätter machen den Schluss.

Bei Nigella, Abtheilung Nigellastrum ist es ebenso, nur sind fünf bis zehn Fruchtblätter vorhanden.

Man hat bei diesen Stellungsverhältnissen zu beachten, dass die Glieder zweier aufeinander folgender Cyclen superponirt sind, wenn sie zwei Umläufen einer Spirale mit unveränderter Divergenz angehören; dass aber die superponirten Glieder mehrerer Cyclen schiefe Reihen darstellen, wenn die Divergenz sich continuirlich um einen sehr geringen Betrag ändert oder wenn bei gleicher Divergenz eine Drehung der Axe stattfindet (Staubblätter von Delphinium).

Bei Ranunculus sind Kelch und Blumenkrone zwei fünfgliedrige alternirende Quirle (nach Braun's Ausdrucksweise sind es prosenthetisch verbundene $^2/_5$ Cyclen), worauf die Spiralstellung der Geschlechtsblätter folgt; solche Blüthen können als hemicyclische bezeichnet werden im Gegensatz zu den acyclischen, bei denen der Uebergang von einer Blattformation zur anderen (von Kelch zu Corolle, von Corolle zu Staubblättern) nicht mit bestimmten Umläufen der Spirale zusammenfällt, wie z. B. bei Calicanthus. Eucyclische Blüthen nennt Braun dagegen solche, deren Blattformationen sämmtlich in alternirenden Quirlen stehen.

b. Verwachsungen und Verschiebungen kommen nirgends im Pflanzenreich so häufig vor, als in der Blüthe, und wenn damit zugleich Abortus einzelner Glieder oder ganzer Kreise verbunden ist, so ist es oft schwierig, die betreffende Blüthe auf ein bekanntes Schema zurückzuführen. — Die Verwachsung findet häufig statt zwischen den Gliedern eines und desselben Quirls und zwar in der Art, dass die einzelnen Blattgebilde auf der verbreiterten Blüthenaxe zunächst als isolirte Protuberanzen hervortreten, bei weiterer Fortbildung

1) Braun: Ueber den Blüthenbau von Delphinium, in Jahrb. f. wiss. Bot. I, 307.

aber erhebt sich auch das Gewebe zwischen diesen, einen Ringwall darstellend, auf dessen Rand die primären Blattanlagen stehen. Der verwachsene Theil ist also späteren Ursprungs, als die oberen freien Gipfel, er wird intercalar gebildet, gewissermassen zwischen die ursprünglich freien Theile und den Torus eingeschoben; so z. B. bei den Kelchen und Blumenkronen der Gamopetalen. — Auch die Verwachsung zweier übereinander stehender Quirle findet in ähnlicher Weise statt, besonders dann, wenn sie superponirt sind. Die Verwachsung der Staubblätter mit der Hülle z. B. wie sie bei Proteaceen u. a. vorkommt, geschieht in der Weise, dass zuerst die Corolle und die Staubfäden isolirt aus der Blüthenaxe hervortreten; erst bei weiterer Ausbildung beginnt ein intercalares Wachsthum derjenigen Stellen der Axe, die als gemeinsame Basis je eines Hüllblattes und eines Staubfadens betrachtet werden können; dieser intercalar gebildete Theil nimmt die Structur des Hüllblattes an und so erscheint der Staubfaden schliesslich hoch oben an jenem sitzend. Häufig, wie bei den Compositen, Primulaceen u. a. ist mit dieser Verwachsung die der Corollenblätter unter einander zu einer Röhre verbunden. — Complicirter werden diese Verhältnisse, wenn ein Quergürtel des Umfangs der Blüthenaxe sich tellerförmig oder napfartig oder glockenförmig herauswölbt und auf seinem Rande die Hüllblätter und Staubblätter trägt. In geringem Maasse findet dies z. B. bei Viola (Fig. 315, p. 433) statt, in viel höherem Grade bei Rosa (Fig. 144, p. 181); derartige Blüthen werden als perigynische bezeichnet, im Gegensatz zu den hypogynischen, bei denen eine derartige Verschiebung nicht vorkommt (wie bei Fig. 331 und 333). Epigynische Blüthen oder Blüthen mit u n t e r s t ä n d i g e m F r u c h t k n o t e n entstehen dagegen, wenn der ganze Quergürtel der Blüthenaxe, der die Hüllen, Staubblätter und die Fruchtblätter trägt, sich seitwärts und aufwärts herauswölbt, während der Scheitel der Blüthenaxe zu wachsen aufhört; es wird so ein Becher oder eine Röhre gebildet, auf deren Rand die Hüllblätter, Staubfäden und die Carpelle hervorsprossen, während der Scheitel der Blüthenaxe den Grund der Höhle bildet. Die Carpelle neigen sich oben über die Oeffnung der Höhle zusammen, verwachsen hier und bilden so die Decke derselben; ihre Insertionen laufen oft an der inneren Wand der Höhle (des unterständigen Fruchtknotens) hinab; ihre Ränder können dabei nach innen vorspringen und den Raum der Höhlung in zwei oder mehr Fächer theilen, und zugleich tragen sie hier die Samenknospen.

Fig. 337 zeigt bei *I* den Längsschnitt durch die junge Inflorescenz (Köpfchen) von Eryngium campestre; *br* die Bracteen, *bl* die sehr jungen Blüthenknospen, noch in Form rundlicher Gewebehügel; *II* bis *VI* sind Längsschnitte einzelner Blüthen in den aufeinanderfolgenden Entwickelungszuständen; *l* bedeutet überall den Kelch, *c* die Corolle, *a* die Staubblätter, *k* die Carpelle, *gr* den Griffeltheil derselben, *sp* den Samenträger (Placenta), *sk* die Samenknospen.

In Fig. 338 sind alle diese Theile weiter entwickelt, besonders der Fruchtknoten fertig, die Samenknospen sind anatrop, aufgerichtet, *kk* der Knospenkern, *i* das einzige, mächtig entwickelte Integument (*st* stachelartige Auswüchse der Wand des unterständigen Fruchtknotens); der die Fruchtknotenhöhle deckende Theil der beiden Carpelle ist in Fig. 338 bei *h* zu einem Polster angeschwollen, welches als Nectarium fungirt, wenn die Blüthe sich öffnet. Die Figuren *II—VI* zeigen, wie die verbreiterte Blüthenaxe durch Wachsthum des die Blattgebilde tragenden Gürtels sich immer tiefer aushöhlt; wie die Höhle bei *V* und *VI* durch die Carpelle geschlossen wird; in den Längsschnitten erscheint die Placenta *sp*, wie eine vom Grund der Höhle emporwachsende Längswand; ihre Entstehung ist aber complicirter; sie kommt dadurch zu Stande, dass die Ränder der Carpelle rechts und links an der Wand der Höhlung hinab- und zugleich einander entgegenwachsen, bis sie eine continuirliche Längsscheidewand bilden, die also eigentlich aus vier Carpellrändern besteht und demnach typisch wenigstens vier Samenknospen tragen sollte, es kommen aber immer nur zwei (in jedem Fach eine) zur Entwickelung. (Diese Verhältnisse werden durch die Fig. *V* und *VI* nicht hinreichend klar erläutert).

Ein zweites Beispiel für die Entwickelung des unterständigen Fruchtknotens zeigt Fig. 339 an Helianthus annuus. *A* ist ein Längsschnitt durch die noch sehr junge Inflorescenz

(Blüthenkopf); die Axe ist sehr verbreitert und trägt am Umfang der Verbreiterung die Blätter des Hüllkelches *h*, die sich über das flache Axenende, dessen Scheitel bei *s* hervortritt, hinneigen; *bl* sind die ersten Anlagen der Blüthen und der Bracteen; die Entwickelungsfolge ist, so wie bei Fig. 337, acropetal, da aber der Scheitel des Stammes flach ist, so erscheint die acropetale Richtung als centripetale.

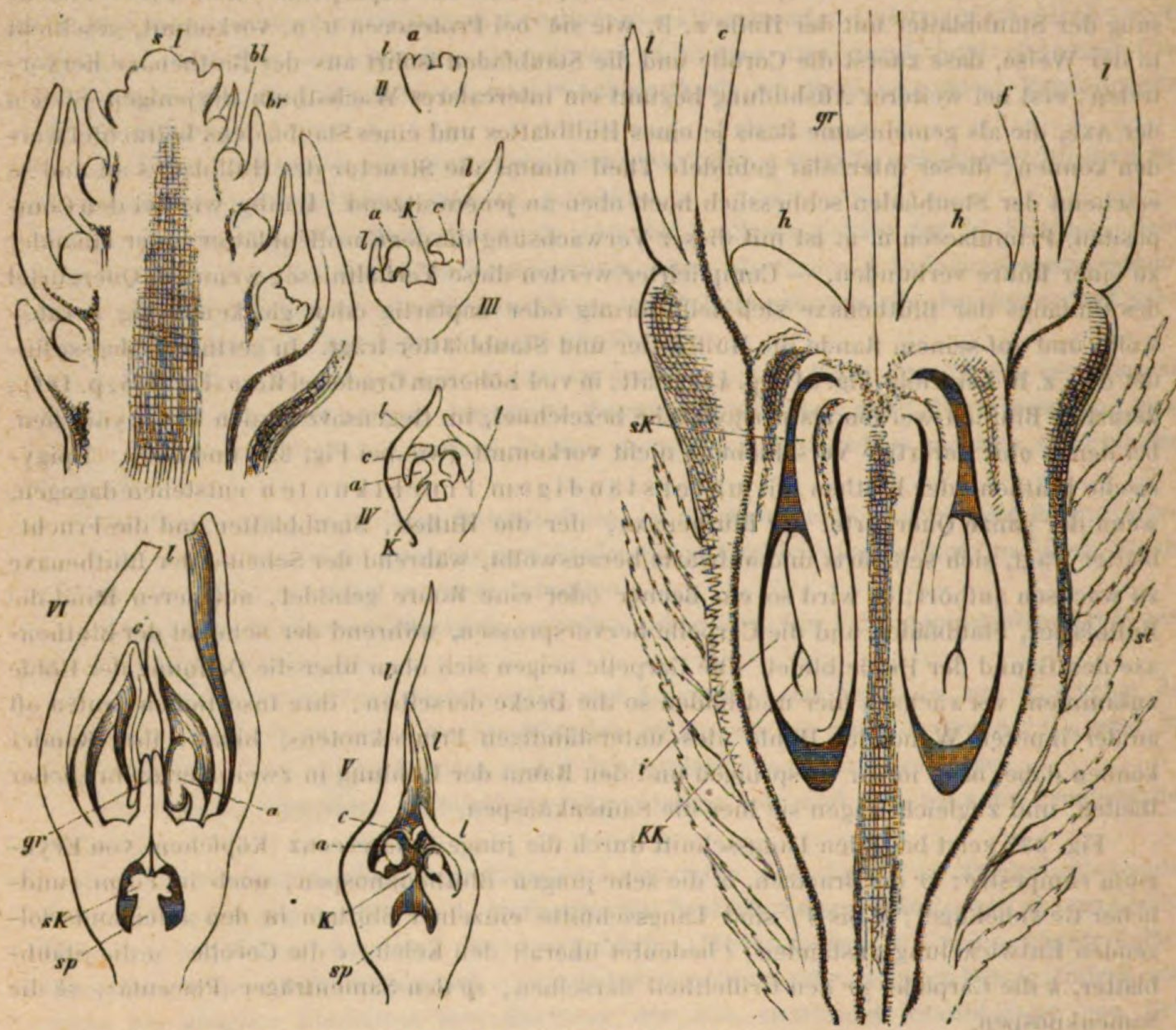


Fig. 337 und 338. Entwickelung des unterständigen Fruchtknotens von Eryngium campestre.

Die Entwickelung der einzelnen Blüthe ist anfänglich der der Umbelliferen ähnlich; die Art, wie der unterständige Fruchtknoten entsteht, wird durch die Figuren bei *BI—VII* besser als durch Worte erläutert; besonders hervorzuheben ist aber noch, dass hier die beiden Carpelle wesentlich nur die Decke des Fruchtknotens bilden, ohne auf dessen Innenseite hinabzulaufen und Placenten zu bilden; sie verwachsen zu einem anfangs kurzen Griffel, der sich in zwei lange Narbenschenkel theilt und erst während des Blühens sich durch intercalare Streckung so verlängert, dass die Narbe aus der von den fünf seitlich verklebten Antheren gebildeten Röhre hinausgeschoben wird. Die einzige Samenknospe entspringt aus dem Grunde der Fruchtknotenhöhle, also scheinbar aus dem Scheitel der Blüthenaxe, es ist aber aus Cramer's Untersuchungen an Missbildungen gewiss, dass sie neben dem Scheitel steht, also ein seitliches Gebilde ist, da sich jener zuweilen als Knospe weiter entwickelt; die Samenknospe ist dann mehr oder weniger blattartig ausgebildet. — Die wulstigen Anschwellungen neben der Griffelbasis sind Nectarien, die also auch hier den Carpellen angehören.

Die fünf Blumenblätter werden auf dem Rande der sich aushöhlenden Blüthenaxe als fünf isolirte Protuberanzen bemerkbar; sie verwachsen aber bald seitlich mit einander, in-

dem ihre Insertionen zusammenfliessen und die ringförmige, gemeinsame Basis zu einer langen Röhre durch intercalares Wachsthum sich verlängert. Die Staubgefässe entstehen ebenso als fünf isolirte Körper innerhalb (oberhalb) der Insertion der Corolle, einen mit den fünf Corollenzipfeln alternirenden Winkel bildend; sie bleiben unter einander getrennt; un-

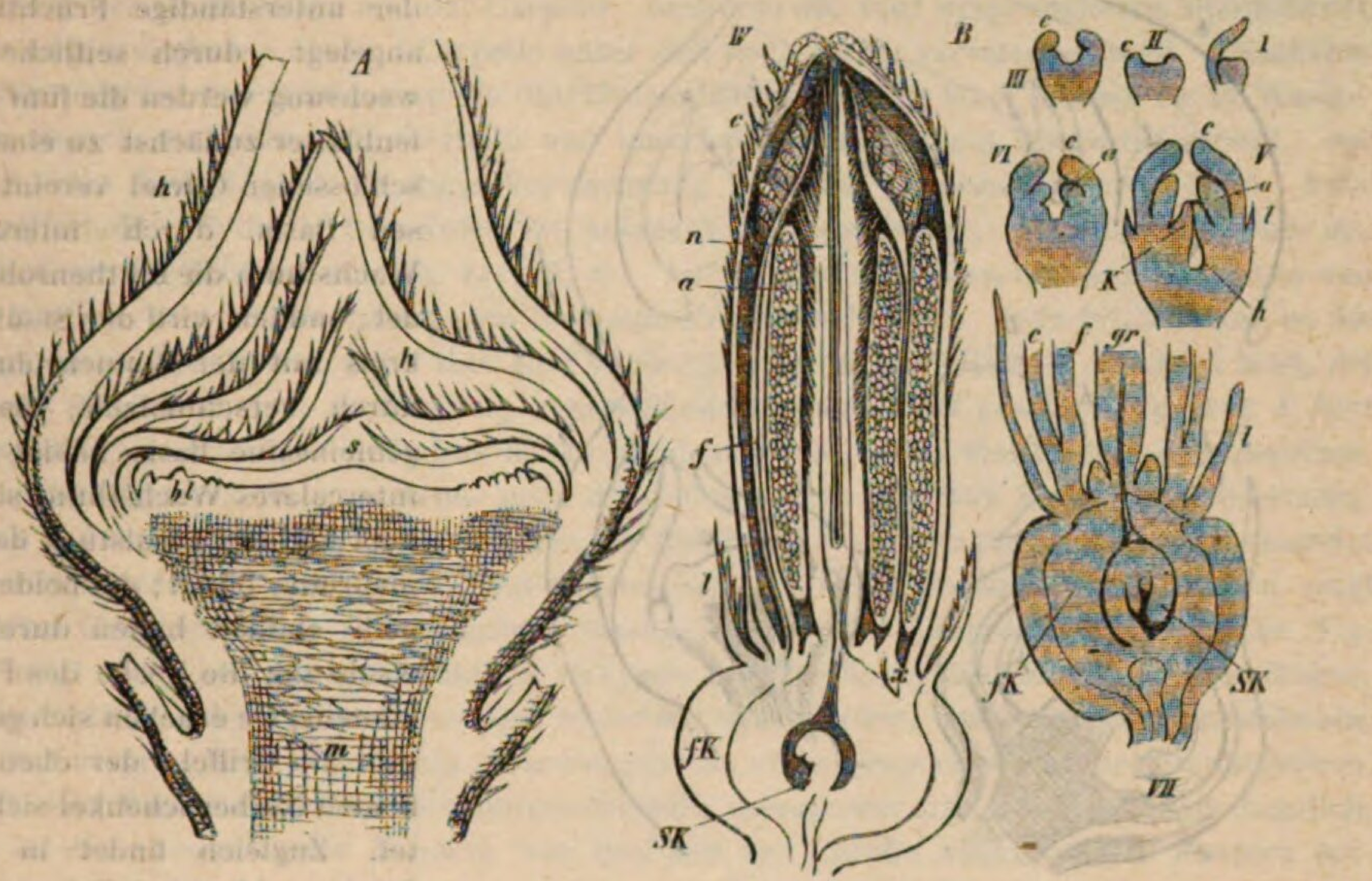


Fig. 339. Entwickelung der Inflorescenz *A* und der Blüthe *B* mit unterständigem Fruchtknoten von Helianthus annuus. — In *A* bedeutet *s* den Scheitel des breiten Stammgipfels; *bl* Blüthenanlagen, *h* Hüllblätter der Inflorescenz, *m* Mark. — In *B* ist *I—VII*[1]) die Altersfolge bei der Entwickelung der Blüthe; *l* der Kelch, *c* Corolle, *a* Anthere, *f* Filament des Staubblattes, *k* Carpell, *h* die Fruchtknotenhöhle, *fk* Fruchtknotenwand, *gr* Griffel, *n* Narbe; *sk* Samenknospe, anatrop und mit einem Integument. (Die Zahlen *IV* und *VI* sind in der Figur verwechselt).

mittelbar vor dem Aufblühen aber verwachsen sie mit der Röhre der Blumenkrone, indem die Zone des Axengebildes, auf welchem b e i d e Kreise inserirt sind (*x* bei *IV*, *B* Fig. 339), durch intercalares Wachsthum sich erhebt, so wird ein röhrenförmiges Stück eingeschoben (Basis von *c* und *f* in Fig. 339 *VII*), welches die Ausbildung der Blumenröhre annimmt; dieses zuletzt eingeschobene Röhrenstück bleibt enger (Fig. 340 *B*, *rc*) als der obere Theil der Blumenröhre, die sich zumal unmittelbar über der Insertion der Staubgefässe stark ausbaucht. — Während so die Staubblätter mit der gamopetalen Corolle verwachsen, legen sich ihre fünf Antheren dicht seitlich an einander, sie verkleben zu einer die Narben umhüllenden Röhre (Fig. 340 *A*, *a*). Wenn später ihre Loculamente sich öffnen, so erhebt sich die aussen behaarte Narbe, bürstet den Pollen aus der Röhre hinaus (*A*, Fig. 340) und endlich schlagen sich die beiden Narbenschenkel auseinander (*C* Fig. 340), um ihre innere, zur Bestäubung bestimmte Fläche dem Pollen einer anderen Blüthe, der ihnen durch Insecten zugeführt wird, darzubieten; der



Fig. 340. Helianthus annuus; einzelne Blüthen während des Aufblühens; *A* die noch geschlossene Narbe *n* tritt aus der Antherenröhre *a* hervor und bürstet den Pollen *p* heraus; *B* Längsdurchschnitt der Blüthe, der Griffel mit den Narben entfernt. *C* eine ganze Blüthe, nachdem die beiden Narbenschenkel sich auseinandergeschlagen haben. (Die Bezeichnung wie bei der vorigen Figur).

Pollen, der die Narbe aus der Antherenröhre herausbürstet, wird zur Bestäubung einer anderen Blüthe benutzt.

Die oben betrachtete Compositenblüthe zeigt also eine Verbindung von verschiedenen Verwachsungen und Verschiebungen: durch longitudinale Verschiebung der äusseren Gewebemassen der Blüthenaxe wird der unterständige Fruchtknoten angelegt, durch seitliche Verwachsung werden die fünf Corollenblätter zunächst zu einem geschlossenen Gürtel vereint, dessen Basis durch intercalares Wachsthum die Blüthenröhre bildet; endlich wird der Staubblattkreis mit der Blumenröhre dadurch verschmolzen, dass die gemeinsame Basis beider durch intercalares Wachsthum sich erhebt und das Basalstück der Blumenröhre bildet; die beiden Carpelle endlich bilden durch Verwachsung die Decke des Fruchtknotens, sie erheben sich gemeinsam als Griffel, der oben in die beiden Narbenschenkel sich spaltet. Zugleich findet in dieser Blüthe wahrscheinlich zweimal ein Abortus statt; die Corolle und Staubblätter bilden alternirende pentamere Wirtel; demnach ist es wahrscheinlich, dass der Anlage nach auch fünf Carpelle da sind, von denen aber nur zwei zum Vorschein kommen; der Kelch ist bei den Compositen fünfgliederig und alternirt mit der Corolle; bei Helianthus kommen aber nur zwei seiner Blättchen zur Ausbildung (Fig. 340, *B*, *C*, *l*).

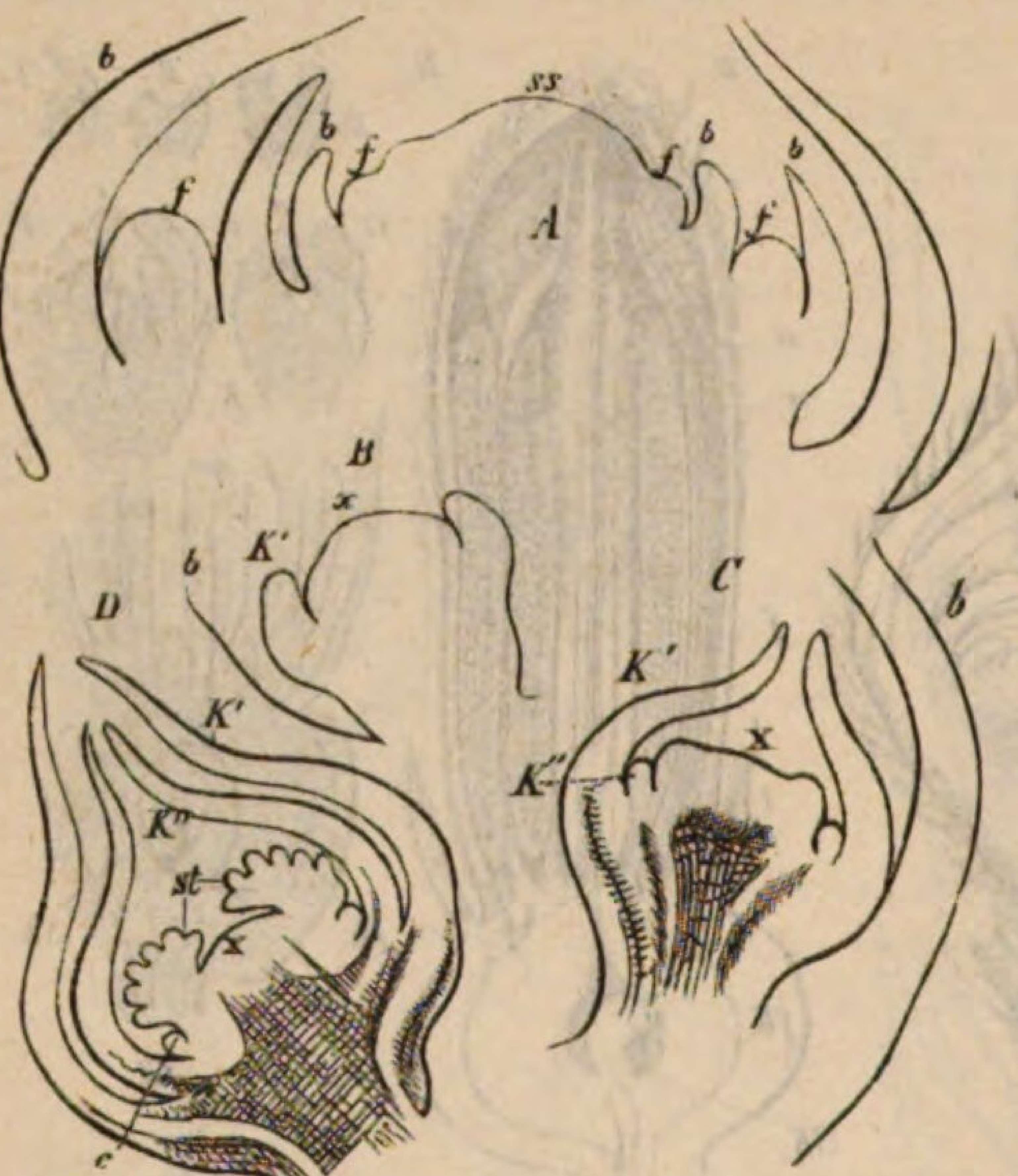


Fig. 341. Althaea rosea; Entwickelung der Blüthe; *A* Gipfel einer Inflorescenz, *ss* Scheitel der die Deckblätter *b b* und die Blüthenanlagen *f f* tragenden Axe. *B* eine Blüthenknospe mit dem Deckblatt *b* und dem Aussenkelch *k'*. *C* und *D* ältere Blüthenknospen; *x* überall der Scheitel der Blüthenaxe; *k'* Aussenkelch, *k''* der Kelch, *c* Corolle, *st* das Androeceum; *b* Deckblatt.

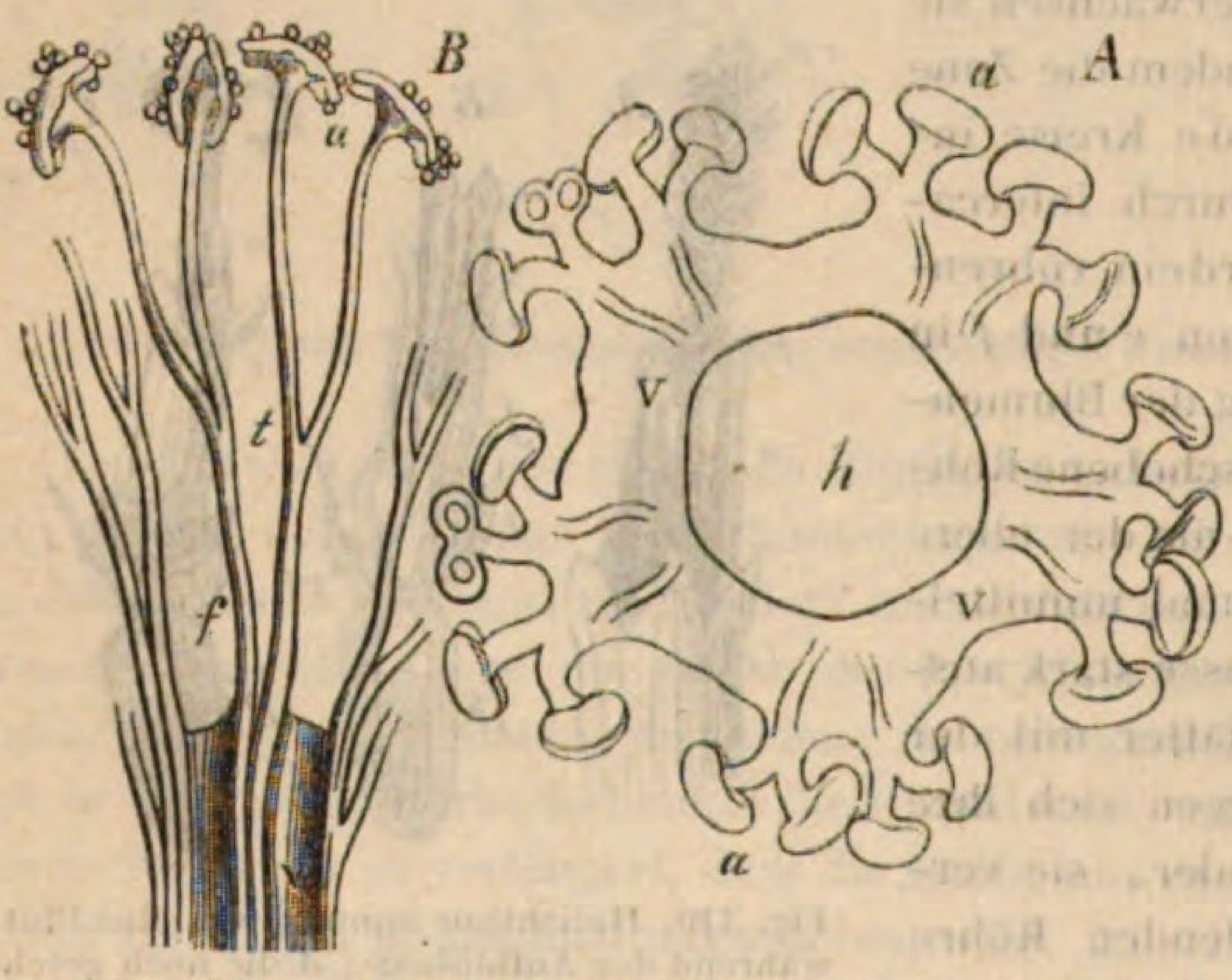


Fig. 342. Althaea rosea: *A* Querschnitt durch das junge Androeceum; *B* ein Stück der Röhre eines reifen Androeceums mit einigen Staubfäden; *h* Hohlraum der Röhre, *v* Substanz der Röhre, *a* die Antheren; *t* die Stelle, wo das Filament sich theilt, *f* die Stelle, wo zwei Filamente aus der Röhre entspringen. (*A* ist viel stärker vergr. als *B*).

Schliesslich will ich noch die Entwickelung der Blüthe von Althaea rosea als ein Beispiel gleichzeitiger Verwachsung und Verzweigung innerhalb eines und desselben Blattquirles der Blüthe betrachten, ein Vorgang, der sich hier im Androeceum und im Gynaeceum wiederholt. Vorläufig sei bemerkt, dass die Blüthe einen oberständigen Fruchtknoten bildet, die zuletzt betrachteten Verschiebungen hier also nicht vorkommen. Auch ist die Blüthe von Althaea, wie die der meisten Malvaceen, mit einem sogen. Vorkelch (Aussenkelch) versehen, einer

den eigentlichen Kelch umgebenden kelchähnlichen sechs- bis neunspaltigen Hülle, welche durch Verwachsung von zwei bis drei Vorblättern und deren Nebenblättern (Stipulae) gebildet wird (Payer). Die Blüthe selbst besteht aus vier Wirteln (Kelch, Corolle, Androeceum, Gynaeceum), welche der Anlage nach fünfgliedrig sind; Kelch und Corolle bleiben fünfgliedrig; die Glieder der folgenden Quirle vermehren sich durch frühzeitig eintretende Verzweigung der Staubblätter und der Carpelle, nachdem die fünf ursprünglichen Staubblätter unter sich und ebenso die fünf Carpelle unter sich noch früher verwachsen sind. — Nachdem auf der verbreiterten Blüthenaxe die fünf Blumenblätter angelegt sind, bleiben sie im Wachsthum zurück, während sich oberhalb und innerhalb derselben ein Ringwulst erhebt, der durch seine fünfeckige Form seine Verwachsung aus fünf Gliedern erkennen lässt. Sehr schnell erhebt sich dieser Ringwulst, die Anlage des Androeceums, und neigt sich über das breite Ende der Blüthenaxe (Fig. 341, *D, st*). Auf seinen fünf äusseren Kanten treten nun fünf Doppelreihen von Protuberanzen in basipetaler Folge hervor. Jede Protuberanz ist die Anlage eines Staubgefässes, die aber bald wieder je zwei kleinere Höcker erkennen lässt, die Anlagen der beiden Antherenhälften; so entstehen im Querschnitt gesehen (Fig. 342 *A*) fünf Gruppen von je zwei Paar einfachen (bilocularen) Antheren. Jedes Staubfadenpaar entspringt, wie spätere Entwickelungszustände noch deutlicher zeigen (Fig. 342 *B*), aus einem gemeinsamen Basalstück (bei *t*), und je zwei solcher Basalstücke entspringen dicht neben einander (*f*) aus dem röhrenförmigen Theil des Androeceums. Der Querschnitt des letzteren zeigt also fünf Gruppen von je vier einfachen Staubgefässen. Der Längsschnitt der Blüthe (Fig. 343) zeigt aber, dass diese vierzähligen Gruppen an jeder Kante des röhrenförmig verlängerten Basalstückes des Androeceums sich mehrfach wiederholen; das Androeceum besteht also aus fünf ursprünglichen frühzeitig untereinander zu einer Röhre verwachsenen Staubblättern. Da die fünf Kanten der Röhre den Blumenblättern superponirt sind, so ist es wahrscheinlich, dass sie den verwachsenen Rändern von fünf mit der Corolle alternirenden Blättern entsprechen, dass also jede Längsreihe einfach getheilter Staubfäden einem Rande eines ursprünglichen Staubblattes entspringt, der hier mit dem Rande des nächsten Staubblattes der Länge nach verwachsen wäre. (Vergl. Payer l. c. Urena und Pavonia).

Das Gynaeceum wird erst angelegt, wenn das Androeceum schon weit ausgebildet ist (Fig. 343 *E*). Am Umfang des breiten, sphärisch gerundeten Endes der Blüthenaxe entsteht ein Kranz von zahlreichen Protuberanzen, die nach innen nischenartig ausgehöhlt (*Kp* in *E*) und mit ihren Seitenrändern der Axe (*x*) angewachsen sind; innerhalb jeder so gebildeten Höhlung entsteht, von der Axe ausgehend, eine Samenknospe (*sk*). Dem Aussehen nach entspräche jedes derartige, eine Samenknospe umhüllende Gebilde einem Carpellblatt; es wäre also ein Kranz sehr zahlreicher Carpelle vorhanden, während die anderen Blüthenwirtel pentamer sind. Da nun aber bei Hibiscus nur fünf Carpelle sich ausbilden, bei Kitaibelia anfangs fünf niedrige Carpelle angelegt werden, deren jedes später zahlreiche Protuberanzen bildet, die sich ganz wie die Nischen bei Althaea verhalten, so wird man annehmen dürfen, dass auch hier der Anlage nach fünf Carpelle vorhanden sind, deren jedes aber sofort bei seiner Entstehung sich seitlich verzweigt; von jedem der fünf Carpelle kommen nur die zahlreichen seitlichen Lappen, die seine Auszweigungen darstellen, zum Vorschein, die nun aber sämmtlich untereinander seitlich verwachsen und sich dabei über das flache Ende der Blüthenaxe hinüberwölben; über dem Scheitel derselben wachsen sie als Griffelsäule empor, um sich endlich wieder in ebenso viele Narbenäste zu spalten, als unten Loculamente mit Samenknospen vorhanden sind.

c. Symmetrie der Blüthe.[1]) Man hat hierbei zunächst zu unterscheiden zwischen der ursprünglichen Stellung der Blattgebilde in der Blüthe einerseits und ihrer äusseren Form und Lage im fertigen Zustand anderseits.

1) Unter Symmetrie verstehe ich auch hier die Eigenschaft eines Körpers oder einer Figur, durch Schnitte so theilbar zu sein, dass die jedesmaligen Hälften sich so verhalten, als ob die eine das Spiegelbild der anderen wäre. Eine wissenschaftliche Bearbeitung der Symmetrie der

Bezüglich der ursprünglichen Stellung der Blüthentheile leuchtet sofort ein, dass eine Blüthe überhaupt nicht symmetrisch getheilt werden kann, wenn ihre Blattgebilde in spiraliger Ordnung entstehen, dass dagegen bei quirliger Anordnung der Cyclen mindestens

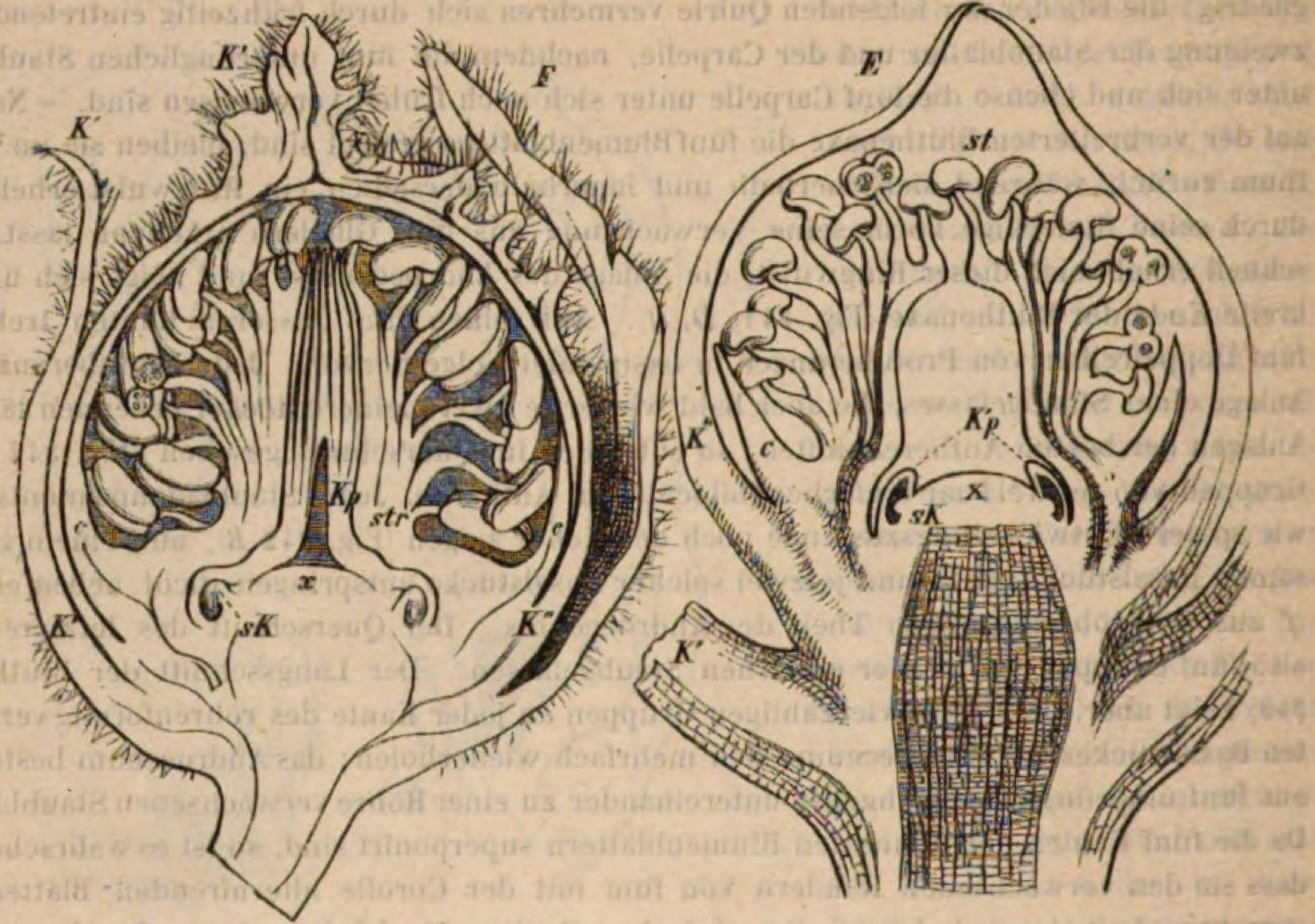


Fig. 343. *Althaea rosea*, Längsschnitte älterer Blüthenknospen (als Fortsetzung zu Fig. 341). *E* ist jünger und stärker vergrössert als *F*. — *x* Scheitel der Blüthenaxe, *K'* Aussenkelch, *K''* Kelch, *c* Corolle, *str* Röhre des Androeceums, *st* die Staubfäden desselben, *Kp* Carpelle, *sK* Samenknospen.

ebenso viele symmetrische Theilungen möglich sind, als die Quirle Glieder haben. In beiden Fällen bezieht sich der Ausdruck Symmetrie aber zunächst nur auf die Insertionen der Blattgebilde an der Blüthenaxe; Verhältnisse, die schon in § 24 p. 185 im Allgemeinen berührt wurden.

Durch die spätere Ausbildung der einzelnen Blüthentheile, ihre definitive Form, Biegungen und Lagenänderungen gewinnt nun aber die Blüthe eine Gesammtform, die bis zu einem gewissen Grade von der ursprünglichen Anordnung ihrer Theile unabhängig ist. Lässt man diese letzteren ganz ausser Acht, so kann auch bei spiralig angelegten Blüthen die Gesammtform der fertigen Blüthe symmetrisch theilbar sein; hier sowohl wie bei den verticillirten Blüthen hat man nun zwei Fälle zu unterscheiden: entweder die Gesammtform der fertigen Blüthe ist nur durch eine einzige Ebene symmetrisch theilbar (einfach symmetrisch), oder sie kann durch 2, 3, 4, 5 und mehr Ebenen wiederholt in symmetrische Hälften (in symmetrische Hälftenpaare) zerlegt werden (mehrfach symmetrische Blüthen). — Die einfach symmetrischen Blüthen werden im Sprachgebrauch der Botanik schlechthin als symmetrische bezeichnet (Labiaten, Papilionaceen); besser ist gewiss der Braun'sche Ausdruck zygomorph. [1]) Die mehrfach symmetrischen Blüthen umfassen diejenigen Formen, die der bo-

Blüthe giebt es bis jetzt nicht und das hier Gesagte soll dem Anfänger nur ungefähr zeigen, um was es sich handelt. Aus dem ganzen Aufbau der Blüthe (als einer blättertragenden Axe) versteht es sich von selbst, dass jede symmetrisch theilende Ebene die mathematische Axe der Blüthe enthalten muss, dass also mehrere symmetrisch theilende Ebenen Längsschnitte sind, deren Durchschnittslinie die Blüthenaxe ist.

1) Ganz zu verwerfen ist für diese Blüthenformen der Ausdruck: unregelmässig.

tanische Sprachgebrauch »regelmässige« nennt. Indessen werden nicht alle mehrfach symmetrischen Blüthen als regelmässige bezeichnet; so ist z. B. die Blüthe von Diclytra durch zwei Schnitte, den medianen und lateralen, symmetrisch theilbar; aber die lateralen Hälften haben eine andere äussere Form als die hintere und vordere; sie wird daher gewöhnlich zu den zygomorphen Blüthen gerechnet; streng genommen gilt dieser Ausdruck aber nur für die sogen. monocentrischen Fumariaceen (Corydalis, Fumaria), bei denen die symmetrische Theilung nur einmal durch den Lateralschnitt (wegen Drehung um 90° scheinbar durch den Medianschnitt) möglich ist. Für den Begriff der regelmässigen Blüthe verlangt der hergebrachte Sprachgebrauch nicht blos, dass sie mehrfach symmetrisch theilbar sei, sondern auch, dass die durch verschiedene Theilungen erhaltenen Stücke unter einander gleich oder doch ungefähr ähnlich sind. Regelmässig in diesem Sinne ist z. B. die Blüthe von Primula, sie lässt sich durch fünf Längsschnitte in fünf Stücke theilen, die unter sich so gleich sind, dass eines an die Stelle des anderen gesetzt werden könnte, ohne die Gesammtform zu stören. Der Sprachgebrauch ist aber auch hier sehr ungenau und nennt oft Blüthen, bei denen diess nicht möglich ist, regelmässige.

Als unregelmässige Blüthen sollte man endlich nur solche bezeichnen, deren fertige Gesammtform auch nicht einmal symmetrisch getheilt werden kann (Canna).

Diess vorausgeschickt, lassen sich nun einige allgemeine Sätze über die Symmetrie der Blüthen aussprechen:

1) Die Ausdrücke regelmässig, zygomorph, einfach und mehrfach symmetrisch sind nur selten auf die ganze Blüthe anwendbar, meist betreffen sie nur einen oder einige Kreise derselben.

2) Die der Anlage nach regelmässigen Blüthen können durch a) Formveränderung einzelner Theile, oder b) durch Abortus einzelner Theile, oder c) durch Vermehrung einzelner Glieder zygomorph werden.

3) Bei zygomorphen Blüthen ist die einzige symmetrisch theilende Ebene gewöhnlich der Medianschnitt (Labiaten, Orchideen, Papilionaceen), sehr selten ist es der Lateralschnitt (Fumaria, Corydalis), zuweilen ein schiefer Schnitt (symmetrische Solaneen).

4) Zweimal symmetrisch theilbar sind meist die binär angelegten Blüthen (mit decussirten Blattgebilden, Cruciferen u. a.), insofern sie nicht zygomorph ausgebildet sind; dreimal symmetrisch und fünfmal symmetrisch sind die Blüthen mit dreizähligen und fünfzähligen Quirlen, wenn sie nicht durch zygomorphe Ausbildung gestört sind.

5) Die zygomorphe Ausbildung kommt vorzugsweise bei den seitlichen Blüthen monopodialer Inflorescenzen (Aehre, Traube, Köpfchen, Dolde) vor; schliesst die Spindel der Inflorescenz mit einer Blüthe, so wird diese gern regelmässig (Pelorien). Beispiele liefern unter den spiralig angelegten Blüthen: Delphinium, Aconitum, unter den verticillirten Blüthen: Orchideen, Papilionaceen, die Randblüthen vieler Compositen. — Bei den sympodialen Inflorescenzen, wo alle Blüthen terminal sind, herrscht die Neigung zu regelmässiger Ausbildung der Blüthe (man vergl. jedoch Canna und die Labiaten).

6) Die symmetrisch theilende Ebene zygomorpher Blüthen steht meist vertical, gleich dem die Blüthen tragenden Hauptspross; die unsymmetrischen Hälften solcher Blüthen sind daher meist nach oben (hinten) und unten (vorn) gestellt; bei Fumaria und Corydalis, wo die unsymmetrischen Hälften anfangs rechts und links liegen, nehmen sie jene Lage durch spätere Drehung des Blüthenstieles um 90° an.

Diese Verhältnisse mögen nun an einigen Beispielen kurz erläutert werden.

Die Blüthe der Fumariaceen, deren binärer Typus unter a. nach Eichler dargestellt wurde, kann der ursprünglichen Anordnung ihrer Theile nach sowohl durch die Median- wie durch die Lateralebene symmetrisch getheilt werden.

Bei Diclytra ist dies auch an der fertigen Blüthe der Fall, weil die beiden lateralen Corollenblätter sich gleichartig symmetrisch ausbilden, beide bekommen an ihrer Basis eine tiefe Aussackung (Sporn); bei Fumaria und Corydalis findet dies nur an einem der lateralen Blumenblätter statt, die rechte Seite der Blüthe ist daher anders ausgebildet als die linke;

die Blüthe wird jetzt nur noch durch den Lateralschnitt symmetrisch getheilt, sie ist zygomorph; durch Drehung des Blüthenstiels kommt aber der Sporn nach hinten (oben zu liegen); die anfangs laterale Symmetrie wird somit durch Drehung eine mediane. Die Blüthe der Fumariceen ist also nur vermöge ihres äusseren Blumenblattpaares zygomorph; die anderen Paare lassen sich sämmtlich durch je zwei Ebenen symmetrisch theilen.

Bei den Labiaten sind die Verhältnisse schon verwickelter. Nach Payer's Untersuchungen hat die Blüthe typisch drei fünfgliedrige alternirende Quirle: Kelch, Corolle, Androeceum und schliesst mit einem zweigliedrigen Quirl; die typische Anordnung ist:

2 Kelchblätter vorn, 1 hinten, 2 seitlich;
1 Blumenblatt vorn, 2 hinten, 2 seitlich;
2 Staubblätter vorn, 1 hinten, 2 seitlich;
1 Carpell vorn, 1 hinten.

Demnach fehlt schon bei der ersten Anlage 1 hinteres und 2 seitliche Carpelle; die Blüthe ist streng genommen schon der ersten Anlage nach lateral symmetrisch, d. h. mit Rücksicht auf die Carpelle nur durch die Medianebene symmetrisch theilbar. Bei der weiteren Ausbildung steigert sich diese Symmetrie so, dass sie durch die drei anderen Quirle einfach lateralsymmetrisch werden; die Kelchblätter verwachsen zu einem zweilippigen Kelch, dessen Unter- (Vorder-) Lippe aus den zwei vorderen, dessen Oberlippe aus dem hinteren und den beiden seitlichen Kelchblättern besteht; die fünf Corollenblätter verwachsen zur Blumenröhre, deren Unterlippe aus dem vorderen und zwei seitlichen, deren Oberlippe aus den beiden hinteren Blumenblättern besteht. Von den fünf Staubblättern abortirt das hintere frühzeitig; von den vier übrigen kommen oft nur die zwei vorderen zur Ausbildung (und auch diese bei Salvia nur mit halber Anthere); bei anderen entwickeln sich die vier Staubblätter symmetrisch ungleich, nämlich das vordere jeder Seite wird länger als das seitliche Staubgefäss jeder Seite; es sind also zwei lange vordere und zwei kurze seitliche Staubfäden vorhanden (didynamische Ausbildung). Zugleich verwachsen die Filamente mit der Corolle, der Fruchtknoten wird vierfächerig und der einfache lange Griffel spaltet sich oben in zwei mediane Narben. Somit ist die einfache Symmetrie in allen Quirlen der Blüthe hergestellt; sie ist vollständig zygomorph, jeder Quirl lässt sich nur durch die Medianebene symmetrisch theilen.

Auf noch complicirtere Weise kommt die zygomorphe Ausbildung der Orchideenblüthen zu Stande. Der Fruchtknoten ist unterständig, die Blattgebilde der Blüthe sind epigynisch und typisch in fünf dreizähligen alternirenden Kreisen vorhanden, nämlich:

3 äussere Perigonblätter: 1 vorn, 2 hinten;
3 innere Perigonblätter: 2 vorn, 1 hinten;
3 äussere Staubblätter: 1 vorn, 2 hinten;
3 innere Staubblätter: 2 vorn, 1 hinten;
3 Carpellblätter: 1 vorn, 2 hinten.

Zunachst abortiren von den sechs Staubblättern gewöhnlich drei vollständig, es bleiben nur das vordere des äusseren Kreises und die beiden seitlichen des inneren Kreises übrig; aber nur das erstere bildet eine Anthere, die beiden anderen verwachsen mit jenem und bilden zwei unfruchtbare seitliche Anhängsel (Staminodien);[1] die drei Carpelle verwachsen unter sich und mit den drei Staubblättern zu einer mehr oder minder entwickelten Säule (Gynostemium), das vordere Carpellblatt bildet, vor der fruchtbaren Anthere, das sogen. Rostellum. Schon vermöge dieses Fehlschlagens dreier Staubblätter und der Art der Verwachsung der anderen mit dem Gynostemium ist die Orchideenblüthe zygomorph, sie kann nur noch durch die Medianebene symmetrisch getheilt werden; der Zygomorphismus steigert sich aber und ergreift auch den inneren Perigonwinkel, indem dessen hinteres Blatt sich meist ganz anders ausbildet, als die übrigen; es wird zur Lippe (Labellum) und bildet oft

1) Bei Cypripedium ist das sonst fruchtbare mediane Staubblatt steril, die sonst unfruchtbaren seitlichen des inneren Kreises aber beide mit Antheren entwickelt.

einen Sporn, nimmt überhaupt die sonderbarsten Formen an; die anderen Perigonblätter erfahren ebenfalls Veränderungen ihrer Form und Lage, sie bilden oft einen Helm; so wird also auch die Blüthenhülle zygomorph; endlich aber dreht sich der unterständige Fruchtknoten um seine Axe und zur Zeit der Befruchtung gewinnt die Blüthe eine solche Stellung, dass die ursprünglich hintere (obere) Seite nach vorn (unten) zu liegen kommt; daher das Labellum, obgleich ein hinteres Blatt, dann vorn und unten hängt.

Schliesslich mag Canna indica als eines der seltenen Beispiele wirklich unsymmetrischer Ausbildung einer Blüthe angeführt werden. Nach Payer werden die Blattgebilde der Blüthe in vier Wirteln als äusseres, inneres Perigon, Androeceum und Carpellkreis angelegt; jeder Kreis ist typisch dreigliedrig; die Blüthenaxe bildet den unterständigen Fruchtknoten. Eine Abweichung von der typischen Anordnung tritt schon dadurch hervor, dass die Anlagen der drei Staubblätter gleich anfangs doppelt und zwar den inneren Perigonblättern superponirt auftreten, oder sich im Lauf der weiteren Entwickelung seitlich in zwei Lappen spalten, während ihre Basen zu einer kurzen Röhre verwachsen. Die zwei vorderen seitlichen Glieder des Staubblattkreises nehmen bei weiterer Ausbildung, Form, Structur und Färbung von Corollenblättern an, während die eine Hälfte des hinteren Staubblattes eine zweifächerige (halbe) Anthere bildet, die andere Hälfte desselben aber ebenfalls blumenblattartig wird und an seiner Seite mit der Anthere verwächst. Würde sich das ganze hintere Staubblatt fertil, d. h. mit zwei Paar Pollensäcken ausbilden, so wäre die Blüthe zygomorph (einfach symmetrisch); durch die ungleiche Ausbildung der beiden Hälften des hinteren Staubblattes aber wird die Symmetrie zerstört.

d. Die Frucht der Angiospermen ist der in Folge der Befruchtung herangewachsene und physiologisch veränderte, die reifen Samen enthaltende Fruchtknoten. Morphologisch enthält die Frucht nichts, was nicht schon in diesem früher vorhanden war, wohl aber gehen häufig einzelne Theile während der Reife verloren; oft fallen die Narben und Griffel ab (Cucurbita, Gräser u. m. a.), sehr häufig gehen von den Samenknospen einzelne zu Grunde, die Zahl des Samen ist geringer, als die der Samenknospen; wenn sämmtliche Samenknospen eines oder mehrerer Fächer eines mehrfächerigen Fruchtknotens bei der Reife zu Grunde gehen, so wächst nur das fertile Fach weiter, die anderen werden theilweise oder ganz verdrängt und unkenntlich, der mehrfächerige Fruchtknoten liefert also eine einfächerige, oft nur einsamige Frucht: so entsteht aus dem dreifächerigen, mit zwei Samenknospen in jedem Fach versehenen Fruchtknoten von Quercus eine einsamige, einfächerige Frucht, die Eichel; weniger vollständig ist die Verdrängung von zwei bis vier Fächern sammt ihren Samenknospen bei dem drei- bis fünffächerigen Fruchtknoten der Linde, deren Frucht meist nur einsamig wird.

Anderseits erleiden Theile der Blüthe, die nicht einmal dem Gynaeceum angehören, häufig physiologische Veränderungen, während der Fruchtknoten sich zur Frucht umbildet. Derartige Gebilde gehören nach unserer Definition nicht zur Frucht, obwohl sie vom populären Sprachgebrauch als solche bezeichnet werden. Das ganze so zu Stande kommende Gebilde kann als Scheinfrucht bezeichnet werden; die Scheinfrucht ist also eine echte Frucht oder eine Mehrheit echter Früchte sammt den verschiedenen eigenthümlich ausgebildeten Anhängseln. Beispiele geben: die Erdbeere, wo der die echten Früchte tragende Axentheil fleischig (pulpös) anschwillt, die Hagebutte (Rosenfrucht), wo der urnenförmige ausgehöhlte Blüthenstiel die reifenden Carpelle als rothe fleischige Hülle umgiebt; in demselben Sinne ist der Apfel eine Scheinfrucht; bei Cucubalus baccifer thut dies der veränderte Kelch; die Maulbeere ist eine ganze Blüthenähre, deren Blüthenhüllen fleischig anschwellend die einfachen Früchte umgeben; bei der Feige ist es der ausgehöhlte, auf der Innenseite die Früchte tragende Stiel der ganzen Inflorescenz, der die Scheinfrucht bildet u. s. w.

Geht man von der Definition, dass jeder reife Fruchtknoten eine Frucht bildet aus, so können aus einer Blüthe mehrere Früchte entstehen, wenn nämlich in der Blüthe mehrere oder viele monomere Fruchtknoten vorhanden sind; die hergebrachte Nomenklatur spricht dann von einer »mehrfachen Frucht (fructus multiplex)«, viel besser wäre der Ausdruck »Syn-

carpium« für alle derartige Fälle; so besteht das Syncarpium bei den Ranunculaceen aus zahlreichen einsamigen, den Fruchtträger dicht bedeckenden trockenen Früchten; die Brombeere ist ein Syncarpium, gebildet von zahlreichen pflaumenähnlichen Früchten; auch die Hagebutte ist ein Syncarpium, umschlossen von dem fleischigen hohlen Blüthenstiel u. s. w. Die einzelnen Früchte eines Syncarpium können nun als Früchtchen unterschieden werden. Das Syncarpium ist nicht zu verwechseln mit dem Fruchtstand (fructus compositus), der aus einer ganzen Inflorescenz hervorgeht und immer eine Scheinfrucht ist (wie die Feige, Maulbeere).

Endlich kann ein einziger, mehrfächeriger Fruchtknoten bei der Reife sich so ausbilden, dass mehrere ganz isolirte Fruchttheile, deren jeder Samen enthält, sich absondern: Theilfrüchte (Mericarpien); es kann diese Absonderung schon frühzeitig bei beginnender Fruchtbildung eintreten, wie bei Tropaeolum und den Borragineen und Labiaten, bei welch Letzteren der zweifächerige Fruchtknoten vier einsamige Theilfrüchte (Clausen) liefert; oder die Absonderung findet erst durch Spaltung und Zerreissung der Frucht bei voller Reife statt; so zerfällt die reife Umbelliferenfrucht in zwei einsamige Hälften, ebenso die von Acer; die von Geranium zerspaltet in fünf Theilfrüchte.

Die echten einzelnen Früchte, welche durch Umbildung der Fruchtknoten entstehen, sind nun im Allgemeinen einfächerig oder mehrfächerig, je nachdem es jener war; der einfächerige Fruchtknoten kann aber durch falsche Scheidewände eine mehrfächerige Frucht liefern, deren Fächer entweder übereinander oder nebeneinander liegen (z. B. Gliederhülsen mancher Leguminosen, mit übereinander liegenden, die zweifächerige Hülse von Astragalus mit zwei nebeneinander liegenden falschen Fächern); der mehrfächerige Fruchtknoten kann, wie schon oben erwähnt, einfächerig werden (Eichel, Lindennüsschen).[1])

Die Wandung des Fruchtknotens wird später zur Fruchtwand: Pericarpium; wird dieses dick, so lässt es meist zwei bis drei concentrische Schichten von verschieden ausgebildetem Gewebe erkennen; die äussere Schicht (oft nur die Epidermis) heisst dann Epicarp (besser Exocarp), die mittlere Mesocarp, wenn fleischig auch Sarcocarpium, die innere das Endocarp; so ist z. B. bei der Pflaume die Epidermis das Exocarp (abziehbar), dann folgt das saftige Gewebe als Sarcocarp, innen liegt die Steinschale als Endocarp, aus Sclerenchym gebildet; alle drei Schichten sind aus dem Gewebe des Fruchtblattes differenzirt; die Steinschale, das Endocarp umhüllt den Samen, dessen Schale dünn und weich ist.

Je nachdem nun das Pericarpium sich fleischig und saftig, oder holzig, zäh entwickelt, je nachdem die reife Frucht aufspringt, um die Samen zu entlassen oder nicht, kann man, an die hergebrachte Nomenklatur anknüpfend, zwei Hauptformen mit je zwei Unterformen von Früchten unterscheiden, nämlich:

A. Trockene Früchte: das Pericarp ist holzig oder lederartig zäh, der Zellsaft verschwindet aus den Zellen der Carpelle bei der Reife; ist das Pericarp dick, so zeigt es meist Schichten mit dünnwandigen und solche mit dickwandigen Zellen, die sich beim Austrocknen verschieden zusammenziehen und Zerreissung des Pericarps an bestimmten vorgebildeten Stellen bewirken; bleibt das Pericarp dünner, so pflegt es nicht zu zerreissen oder aufzuspringen. Ich unterscheide demnach:

1) Trockene Schliessfrüchte: Das Pericarp springt nicht auf, der Same fällt nicht aus; — ist es dünn und zähe, dem Samen dicht anliegend, so wird die Schliessfrucht Caryopsis genannt (Gräser, Compositen, Eichel, Kastanie); der Ausdruck Achaenium wird oft für Caryopsis gebraucht; bei den Umbelliferen enthält die Caryopse oder Achaene zwei Samen und theilt sich in zwei Theilfrüchte, deren jede eine Achaene oder Caryopse darstellt. — Ist das Pericarp dicker, hart, holzig, so nennt man die Frucht eine Nuss (z. B. Haselnuss); liegt das Pericarp dem Samen nicht an, so wird sie als Utriculus (Schlauchfrucht) bezeichnet.

1) Die Eintheilung der Früchte in monomere und polymere, entsprechend den mono- und polymeren Fruchtknoten, ist also unzulässig weil verwirrend.

2) Trockene Springfrüchte: Das Pericarp zerreisst bei vollständiger Reife und entlässt die Samen, die hier meist mit harter oder zäher Schale bekleidet sind. — Man unterscheidet: a. die Kapsel, ein aus mehreren Carpellen verwachsenes Pericarp öffnet sich durch Löcher (Antirrhinum, Papaver), Abwerfen eines Deckels (Anagallis, Hyoscyamus), Zerspaltung am Scheitel (Cerastium); zerspaltet die Kapsel der Länge nach in drei oder mehr Stücken (Klappen, valvulae), so können diese in ihrer Mitte die Scheidewände tragen (dehiscentia loculicida), wie bei Tulipa, Hibiscus; oder es zerspalten die Scheidewände von aussen nach innen, jede Klappe entspricht einem Carpell (dehisc. septicida) wie bei Colchicum autumnale; oder die Klappen lösen sich von den Scheidewänden ab (deh. septifraga), wie bei Cobaea scandens; bleibt der axile Theil der Septa beim Aufspringen der mehrfächerigen Kapsel stehen, wie bei Oenothera und Rhododendron, so heisst dieser Columella. — b. Die Balgfrucht (folliculus) besteht aus einem Carpell, welches längs der verwachsenen, die Samen tragenden Ränder aufspringt (Paeonia; bei Asclepias löst sich die Placenta ab). — c. Die Hülse (legumen) besteht ebenfalls aus einem Carpell, welches in seine Längshälften zerspringt (Pisum, Phaseolus), ist vom folliculus sonst nicht verschieden. — d. Die Schote (siliqua) besteht aus zwei Carpellen, die mit einer Längsscheidewand eine zweifächerige Frucht bilden; die beiden Längshälften des Pericarps (dem Rücken der Carpelle entsprechend) lösen sich von der stehen bleibenden Scheidewand ab; so bei Brassica, Matthiola und vielen anderen Cruciferen; man unterscheidet noch die Silicula, eine kurze Siliqua z. B. bei Thlaspi.

B. Saftige Früchte: Das Pericarp bleibt ganz oder theilweise saftig, häufig werden einzelne Schichten pulpös, andere holzig oder zähe.

3) Saftige Schliessfrüchte: Das saftige Pericarp springt nicht auf, es entlässt den Samen nicht. a. Die Pflaume, Steinfrucht (drupa): einfächerig, das Mesocarp pulpös, das Endocarp (sclerenchymatisch) bildet eine harte Schale um den Samen (Kirsche, Pfirsich). — b. Die Beere (bacca) eine meist mehrfächerige Frucht, deren Exocarp dünn und zähe oder hart ist, deren Endocarp oder Mesocarp als pulpöse Masse die Zwischenräume der Samen erfüllt (Ribes, Cucurbita). Die Entwickelung der Pulpa ist bei manchen noch wenig bekannt (Citrus).

4) Saftige Springfrüchte: Das saftige Pericarp springt auf und entlässt die nackten Samen, oder es trennt sich ein Theil des Pericarps ab und der Same bleibt vom holzigen oder zähen Endocarp umhüllt. Diese Gruppe wurde bisher, trotz des Ueberflusses an Fruchtnamen, noch nicht unterschieden; ich rechne hierher: die Frucht von Aesculus, wo das saftige aufspringende Pericarp die Samen entlässt, entsprechend einer Kapsel; die Frucht von Juglans, die einer Pflaume entspricht, deren saftiger Theil aber abspringt; ferner die Eselsgurke, die sich von ihrem Stiel plötzlich ablöst und dabei die Samen sammt der die Frucht erfüllenden Flüssigkeit ausschleudert, und die Frucht von Nuphar (advena), deren Pericarp aufspringt und die sackförmigen, den Fruchtfächern entsprechenden Placenten mit ihren Samen entlässt; diese schwimmen auf dem Wasser herum u. s. w.

Manche Fruchtformen lassen sich überhaupt in keine dieser Kategorien vollständig einreihen.

Die Samenschale wird im Allgemeinen um so dicker, härter, fester, je weicher die Fruchtwand ist, besonders aber dann, wenn die Frucht eine aufspringende ist und die Samen frei entlässt; in diesen Fällen ist der Same zuweilen mit Flugapparaten für den Wind ausgerüstet, z. B. mit einer Haarkrone bei Asclepias syriaca, mit breiten häutigen Flügeln bei Bignonia muricata u. s. w.; auch die Baumwolle besteht aus Haaren der Samenhaut. — Ist dagegen die Fruchtwand fest, zähe, holzig und umschliesst sie den Samen bis zur Keimung (Caryopsen, Nüsse, Steinfrüchte, Mericarpien), so bleibt die Samenschale dünn und weich; Flugapparate kommen alsdann nicht selten am Pericarp vor, so z. B. die Flügel bei Acer, der Pappus bei den Compositen, oder das Pericarp besitzt andere Mittel, um die Aussaat zu bewirken (III. Buch).

Diese Andeutungen zeigen, das die Ausbildung der Samenschale ganz von der des Peri-

carps beherrscht wird, auch hier treten die morphologischen Verhältnisse neben rein physiologischen Vorgängen sehr zurück. Es lässt sich daher über die Structur der Samenschale kaum etwas Allgemeineres sagen, als: sie entsteht aus gewissen Zellschichten der Integumente der Samenknospe und nimmt eine den Lebensverhältnissen der einzelnen Species entsprechende Structur an.

Classe 13.

Die Monocotyledonen [1]).

1) Der Same enthält gewöhnlich ein stark entwickeltes Endosperm und einen verhältnissmässig kleinen Embryo, was besonders bei den grosssamigen Arten (Cocos, Phoenix, Phytelephas u. a.) auffallend hervortritt. Bei manchen Familien fehlt das schon der Anlage nach verkümmerte Endosperm (Najadeen, Juncagineen, Alismaceen, Orchideen), und bei den Scitamineen, wo es ebenfalls fehlt, wird es durch Perisperm vertreten.

2) Der Embryo besitzt gewöhnlich eine in der rückwärts verlängerten Stammaxe liegende Wurzel, also eine Hauptwurzel, die vor der Keimung entweder allein vorhanden ist und bei beginnender Keimung sich kräftig entwickelt (Palmen, Liliaceen, Zea Mais) oder es bilden sich schon während der Samenreife in dem Stammtheil des Embryo's dicht neben der Insertion der Hauptwurzel oder höher hinauf (Zea), auch seitliche Wurzeln, die dann bei den meisten Gräsern ungefähr ebenso stark werden, wie die schwache Hauptwurzel, mit der sie fast gleichzeitig bei der Keimung hervortreten; bei dieser Familie sind auch die Wurzeln in eine Gewebemasse eingeschlossen, welche dem embryonalen Stamme angehört, und nach dem Hervortreten ihre Basis scheidenartig umgiebt (Wurzelscheide, Coleorrhiza p. 149); ähnlich verhalten sich zuweilen die ersten Seitenwurzeln des Keimstammes nach der Keimung (Allium Cepa). Die Hauptwurzel der Monocotylen, auch wenn sie bei der Keimung sich kräftig entwickelt, hört bald zu wachsen auf, sie wird durch neue, in meist acropetaler Ordnung aus dem Stamm hervorbrechende Seitenwurzeln ersetzt, die um so stärker werden, je später sie an dem erstarkenden Stamme auftreten (Palmen, Aroideen, Zea, Zwiebeln, Rhizome). — Bei den Orchideen ist der Embryo im reifen Samen noch nicht gegliedert, nur seine Axe als rundlicher Gewebekörper angelegt, aus welchem bei der Keimung die Blattknospe hervorwächst; ob der hintere Theil dieses Körpers als unentwickelt bleibende Wurzel aufzufassen ist, bleibt zweifelhaft; Corallorrhiza und Epipogum (zwei chlorophyllfreie, humusbewohnende Orchideen) bleiben immer wurzellos, ebenso die gefässlose Lemna arrhiza (eine Wasserpflanze).

Die embryonale Blattknospe wird von einem einzelnen, ersten Blatt (Cotyledon) scheidenartig umfasst; zuweilen ist dieses Blatt massiger als der übrige Embryokörper (Palmen); es bleibt bei der Keimung oft eine häutige, dünne und farblose Scheide (Gräser, Palmen) oder es bildet sich zum ersten grünen

1) Ueber Pollenbildung und Befruchtung der Monocotylen ist p. 392 und Hofmeister in Abhandl. der k. Sächs. Ges. der Wiss. VII, p. 631 zu vergleichen.

Laubblatt der Pflanze um, wie bei Allium Cepa. Der Scheiteltheil des Cotyledonarblattes bleibt bei der Keimung häufig als Saugorgan innerhalb der Samenschale stecken, während die übrigen Keimtheile hervortreten (Palmen, Allium u. a.); bei den Gräsern ist es dagegen ein unter dem Cotyledonarblatt aus dem ersten Stammknoten hervorwuchernder Körper (das Scutellum), der während der Keimung im Samen stecken bleibt und die Nährstoffe aus diesem aufnimmt.

Die ersten Stammglieder des Embryo's können sich bei der Keimung verlängern (Gräser) oder kurz bleiben, was der gewöhnlichere Fall ist. Bei Zea Mais ist der innere Bau des hypocotylen Gliedes ein anderer als der der späteren Internodien, es enthält gleich der Wurzel einen hohlcylindrischen Fibrovasalkörper, statt vereinzelter Stränge.

3) Die Erstarkung der Keimpflanze ist nicht selten mit dem Auftreten seitlicher Knospen verbunden, die sich von Generation zu Generation immer kräftiger entwickeln, immer dickere Axentheile, stärkere Wurzeln und grössere Blätter bilden, bis ein bestimmtes Maass erreicht ist (Orchideen, manche zwiebelbildenden Liliaceen); bei anderen geht die Erstarkung an der Fortsetzung der Keimaxe selbst vor sich: die Stammglieder werden um so dicker, je später sie sich in der fortwachsenden Knospe bilden, diese erzeugt immer grössere und grössere Blätter, während die aus dem Stamm entspringenden Wurzeln immer mächtiger werden. Die zuerst gebildeten Stammtheile bleiben gewöhnlich dünn und so gewinnt der erstarkende Stamm, zumal wenn seine Glieder kurz bleiben, die Form eines umgekehrten Kegels, der oben sich cylindrisch fortsetzt, wenn die Erstarkung vollendet ist und das gleichmässig sich wiederholende Wachsthum eintritt; so z. B. bei den Palmen, Zea Mais, Pandanus u. s. w. Es ist diese Eigenthümlichkeit eine Folge des Mangels nachträglichen Dickenwachsthums im Stamm dieser Pflanzen, und wo, wie bei den Dracaenen und Aloineen ein solches eintritt, so wird auch die Stammbasis, wie bei den Dicotylen dicker und den höheren Stammtheilen mindestens gleich.

4) Der Stamm der erstarkten monocotylen Pflanze enthält gewöhnlich nur die unteren Fortsetzungen der in die Blätter ausbiegenden Fibrovasalstränge; diese Blattspurstränge sind geschlossen, ihr Procambium geht mit Vollendung des Längenwachsthums ganz in Dauergewebe über. Da die Stränge gewöhnlich zu mehreren oder vielen aus den einzelnen Blättern in den Stamm hinabsteigen und mehrere Internodien durchsetzen, bevor sie sich mit ihren unteren Enden an tiefere Stränge anlegen, und da sie auf ihren Wegen, aus der Blattbasis abwärts in allen Radien des Stammes nach innen convexe Bögen beschreiben und sich unterwegs kreuzen, so zeigt der Querschnitt des Stammes, zumal wenn er dick und nicht hohl ist, in einem mehr oder minder gleichförmigen Grundgewebe die isolirten Querschnitte der Stränge zerstreut; ihre Xylemtheile sind dabei immer der Stammaxe zugewendet; die Querschnitte der Bündel auf einem Stammquerschnitt sind nicht gleichartig, weil der Schnitt die verschiedenen Stränge in verschiedenen Höhen ihres Verlaufes trifft, und ihre Zusammensetzung von unten nach oben sich ändert. Im Allgemeinen sind die im mittleren Theil des Stammquerschnittes liegenden Bündelquerschnitte die grösseren und gehören dem mittleren Verlauf der Stränge an, während die an der Peripherie kleiner sind und den unteren Enden der Stränge entsprechen.

Das nachträgliche und selbst Jahrhunderte lang andauernde Dickenwachs-

thum der Stämme von Dracaenen, Yucca, Aloë beruht auf der Thätigkeit eines ausserhalb der Blattspurstränge liegenden Meristemmantels (p. 104, Fig. 90), in welchem beständig neue, immer weiter nach aussen liegende, stammeigene, natürlich nicht in die Blätter eindringende Fibrovasalstränge erzeugt werden; sie sind unter einander netzartig verbunden, das zwischen ihnen liegende Gewebe des Meristemmantels wird secundäres Grundgewebe und kann mit den Markstrahlen der Dicotylen in gewissem Sinne verglichen werden. — Mit dem Dickenwachsthum der Stämme hängt dann auch die Kork- (Periderm-)Bildung an ihrer Peripherie zusammen; Borkebildung, wie bei den Dicotylen und Coniferen scheint nicht vorzukommen. Eine Ausnahme von dem gewöhnlichen Bau der Monocotylenstämme machen die submersen Hydrilleen (Elodea p. 140) und Potamogeton, bei denen nach Sanio [1]) ein stammeigener axiler Strang im Stammscheitel sich continuirlich verlängert, während die blatteigenen Stränge sich mittels ihrer Basalstücke mit ihm verbinden.

5) Die Blattstellung ist bei den Monocotylen selten quirlig; es kommen z. B. am Laubstengel von Elodea canadensis und in der Inflorescenz von Alisma Plantago dreigliedrige Quirle vor, die Laubblätter von Paris quadrifolius bilden einen vier- oder fünfblättrigen; die scheinbaren zweigliedrigen Quirle von Najas und Potamogeton densa sind offenbar nur durch Verkürzung einzelner Internodien bei zweizeilig alternirender Anlage der Blätter entstanden; diese scheinbar opponirten Paare sind nicht gekreuzt, ihre Insertionsmittelpuncte liegen sämmtlich in der Ebene eines den Stamm halbirenden Längsschnittes. — Viel häufiger ist die zweireihig alternirende Blattstellung mit der Divergenz $^1/_2$; so z. B. bei den meisten Potamogetonen, Gramineen, Typha, vielen Aloëarten, Irideen u. s. w.; schon seltener ist die dreireihige Spiralstellung nach $^1/_3$, wie bei manchen Aloën, den Cyperaceen; nicht selten sind hier die drei anfangs geraden Reihen später schraubig gedreht wie bei vielen Aloë, Cyperus alternifolius und Pandanus utilis. Schraubige Anordnungen nach verwickelteren Divergenzen sind nicht selten (Palmen, Musa). — Die Axelsprosse der Monocotylen beginnen gewöhnlich mit einem, der Mutteraxe anliegenden, d. h. ihr den Rücken zukehrenden, meist zweikieligen Blatt, so sind z. B. die Blüthen der Gramineen Axelsprossen ihrer unteren Spelze, während die obere (innere Spelze) ein zweikieliges, der Aehrenspindel zugewendetes Vorblatt ist. Bei zweizeiliger Blattstellung der successiven Sprossgenerationen hat dieses Verhältniss zur Folge, dass sämmtliche Blätter eines Sprosssystems durch eine einzige Ebene symmetrisch halbirt werden können (Potamogeton, Typhaceen); bei Najas und Zanichellia dagegen stehen die zweizeiligen Blätter jedes Sprosses mit denen der Mutteraxe gekreuzt (Döll).

6) Die Gliederung der Blätter ist bei den Monocotylen viel einfacher als bei den meisten Dicotylen. Die Insertion der nicht der Blüthe angehörigen Blätter ist meist ganz oder zum grossen Theil stengelumfassend und der untere Theil des Blattes dem entsprechend scheidenförmig, womit der Mangel der Stipulae, die bei den Dicotylen so häufig sind, offenbar zusammenhängt. Niederblätter und Hochblätter sind meist auf diesen Scheidentheil reducirt, die Lamina der Laubblätter sitzt entweder unmittelbar auf der Scheide, wie bei Irideen, Phormium, Lilien; oder es ist zwischen die scheidige Basis und die breite Lamina ein

1) Sanio in Bot. Zeitung 1864, p. 223, und 1865, p. 184.

mehr rundlicher odes kantiger Blattstiel eingeschaltet (Aroideen, Palmen, Musaceen, Hydrocharis). Bei den Gräsern und Allium fehlt der Blattstiel, aber Lamina und Scheide sind von einander scharf abgesetzt; an der Grenze beider entspringt die häutige Ligula. Bei schmaler Insertion ist die Lamina selbst unmittelbar der Axe aufgesetzt, wie an den Laubblättern von Elodea, den Perigonblättern der Blüthen, oder der schmale Stiel der Lamina inserirt sich ohne Scheide (Smilax), diess ist der seltenste Fall.

Die Verzweigung der Blätter ist bei den Monocotylen eine seltene Ausnahme; die Lamina ist bei manchen Aroideen (p. 159) verzweigt oder doch gelappt; die beiden Ranken am Blattstiel von Smilax sind wohl der entschiedenste Ausdruck der Blattverzweigung in dieser Classe. Die gefiederten und fächerförmigen Blätter der Palmen sind es nicht durch Verzweigung, sondern durch Zerreissung der Lamina an bestimmten Linien. — Fast immer ist die eiufache Lamina ganzrandig und von sehr einfachem Umriss, häufig sehr lang bandförmig, seltener breit oder gar rundlich (Hydrocharis) oder herz- bis pfeilförmig (Aroideen, Sagittaria); nur selten ist die Lamina gegen den Stiel so scharf abgesetzt, wie meist bei den Dicotylen und noch seltener ist die Ansatzstelle des Stiels als Gelenk (Bewegungsorgan) ausgebildet, wie bei den Maranthaceen.

Ein vorspringender Mittelnerv ist in der Lamina der grossen Laubblätter gewöhnlich vorhanden, oft sehr mächtig, wie bei den Musaceen, seltener schon sind aus ihm entspringende und hervortretende Seitennerven, wie bei den grossen Aroideenblättern; sogar den grossen Musen fehlen sie. Kleine Laubblätter haben oft keinen vorspringenden Nerven. Ist das Blatt breit inserirt und ohne Stiel, so laufen die Fibrovasalstränge meist parallel neben einander hin wenn das Blatt lang, bandförmig ist, oder sie beschreiben bei breiteren Blättern entsprechende Bögen (Convallaria latifolia).

Ist wie bei Musa ein starker Mittelnerv vorhanden, so geben die in ihm verlaufenden Stränge dünne Bündel seitlich ab, die ausbiegend, parallel neben einander zum Blattrand hinlaufen. Die parallelen in der Blattsubstanz verlaufenden Stränge sind zuweilen durch gerade kurze Queranastomosen verbunden, wie bei Alisma, Richardia; sind, wie bei manchen Aroideen seitliche vorspringende Nerven vorhanden, so können von diesen aus netzartig verzweigte und verbundene Stränge, ähnlich denen der Dicotylen, im Mesophyll verlaufen.

7) Die Blüthe der Monocotylen besteht gewöhnlich aus fünf alternirenden Blattquirlen, nämlich einem äusseren und einem inneren Perigon, einem äusseren und einem innern Staubblattwirtel und einem Carpellwirtel. Einzelne Fälle, wie die zweigliedrige Blüthe von Majanthemum bifolium, die viergliedrige von Paris quadrifolius und einige andere ausgenommen, sind die Blüthenquirle fast immer dreigliedrig. Eine Vermehrung der Anzahl der Quirle kommt nur selten (im Gynaeceum von Butomus) vor, häufiger fehlen einzelne Quirle ganz, so der innere Staubblattquirl und das äussere Perigon bei den Gramineen, das ganze Perigon bei den Najadeen. Innerhalb des einzelnen Quirls können die Glieder vermehrt sein (Butomus, äussere Staubblätter), oder theilweise abortiren, so das hintere innere Perigonblatt der Gräser, die Mehrzahl der Staubgefässe bei Orchideen. Im Gynaeceum findet sich zuweilen nur ein Carpell (manche Gräser). Die typischen drei Carpelle bilden oft drei monomere Fruchtknoten, oder sie sind zu einem dreifächerigen, seltener einem einfächerigen verwachsen. Bei vielen Familien

ist der Fruchtknoten unterständig und dann dreifächerig (Liliaceen, Irideen) oder einfächerig mit drei wandständigen Placenten (Orchideen). — Wie den Blättern überhaupt, so fehlt auch den Staubblätter die mannigfaltige Verzweigung, der man bei den Dicotylen so oft begegnet. Bei vielen Familien der Monocotylen sind die Blüthen sehr klein und unscheinbar, bei anderen erreichen sie eine sehr bedeutende Grösse und in diesem Falle sind sie häufig zygomorph ausgebildet.

8) Die Samenknospe der Monocotylen (mit Ausnahme von Crinum) hat zwei Integumente; ein drittes, später sich entwickelndes (einen Arillus) besitzen Asphodelus luteus, creticus und Aloë subtuberculata.

a. Um die für die Systematik der Angiospermen so wichtigen Zahlen- und Stellungsverhältnisse der Blüthentheile kurz und einfach zu bezeichnen, hat schon Grisebach (Grundriss der system. Bot. Göttg. 1854) die Zahlen der Wirtelglieder einfach hinter einander gesetzt, auch ihre Verwachsungen z. Th. durch Striche bezeichnet. Ich habe diese Methode, die bei sorgfältiger Handhabung nicht nur die Uebersicht, sondern auch die tiefere Einsicht in die verwandtschaftlichen Verhältnisse ungemein erleichtert, weiter auszubilden versucht und verfahre folgendermassen: ich bezeichne bei den Monocotylen, wie bei den Dicotylen

den äusseren Hüllkreis mit K,
den inneren Hüllkreis mit C,
das ganze Androeceum mit A,
das ganze Gynaeceum mit G.

Die Gliederzahl jedes Kreises setze ich hinter diese Buchstaben, welche die Blattformationen der Blüthe bedeuten und sind in einer Formation mehrere Kreise vorhanden, so verbinde ich ihre Zahlen mit +; enthält das Androeceum z. B. zwei Kreise von je drei Staubblättern, so wird dies durch A 3 + 3 ausgedrückt. Wenn die Glieder eines Quirls simultan entstehen, so wird diess nicht weiter angedeutet, entstehen sie aber, wie bei dem drei- und fünfgliedrigen K succedan, der spiraligen Anordnung nach $^1/_3$ oder $^2/_5$ entsprechend, so deute ich dies durch Hinzufügung des Divergenzbruches zur Gliederzahl an; es bedeutet also K 3.$^1/_3$. einen dreigliedrigen äusseren Perigonkreis, dessen Glieder succedan nach der Divergenz $^1/_3$ entstehen. Bei den Dicotylen mit entschieden zygomorphen Blüthen kommt es nach Payer mehrfach vor (Papilionaceen, Labiaten, Reseda), dass die Glieder der Quirle succedan, aber nicht in spiraliger Folge, sondern von vorn oder hinten beginnend, beiderseits nach hinten oder vorn fortschreitend entstehen; dies drücke ich durch die Zeichen ↑ oder ↓ hinter der Gliederzahl des betreffenden Kreises aus; wobei die Spitze des Pfeils nach hinten in der Blüthe zeigt, wenn sie in der Formel aufwärts, nach vorn, wenn sie abwärts gerichtet ist; überhaupt nehme ich an, dass die Medianebene jedes Kreises der Blüthe senkrecht auf dem Papier und rechtwinkelig zur hingeschriebenen Blüthenformel steht, was auch für Bezeichnung abortirender Glieder (s. unten) maassgebend ist. — Da die Quirle gewöhnlich alterniren, so wird dies nicht besonders bezeichnet; es kommt aber vor, dass auf zwei decussirte Paare ein viergliedriger Wirtel folgt, dessen Glieder dann in die Zwischenräume der decussirten fallen, als ob diese einen viergliedrigen Wirtel bildeten; dies bezeichne ich mit $\times$ vor der Zahl des Wirtels; z. B. K 2 + 2 C $\times$ 4 bedeutet, auf zwei decussirte Kelchblattpaare folgt ein viergliedriger Corollenwirtel, der sich so stellt, als ob jene einen viergliedrigen mit ihm alternirenden Wirtel bildeten (Cruciferen). — Sind die einzelnen Glieder eines Quirls durch je zwei oder mehr ganz getrennte Glieder ersetzt, so deute ich dies durch eine Zahl rechts oben über der typischen Gliederzahl des Wirtels an, so bedeutet z. B. A 3 + 3^2, es sind zwei dreigliedrige Staubblattwirtel vorhanden, die Glieder des inneren sind aber durch je zwei ersetzt (Butomus). Sind dagegen die Glieder eines Kreises deutlich verzweigt, wie die Staubblätter von Hypericum, Ricinus und anderen Dicotylen, so setze ich ein ^{v} rechts oben hin, z. B. A 5^v heisst ein Quirl von fünf deutlich verzweigten Staubblättern. — Sind einzelne Glieder eines Quirls nicht entwickelt, so werden diese durch Puncte, die anderen durch Zahlen bezeichnet, so heisst z. B. G 1 . . ein dreigliedriges Gynaeceum, in welchem zwei Car-

pelle (..) fehlschlagen, eines sich entwickelt. — Nach der oben bezeichneten räumlichen Orientirung der Blüthenformel kann man durch die Stellung der Puncte auch die Stellung der abortirten Glieder eines Kreises bezeichnen; so würde G $\underset{..}{1}$ ein dreigliedriges Gynaeceum bezeichnen, dessen zwei vordere Carpelle abortirt sind; sind die hinteren abortirt, so heisst es G $\ddot{1}$. Sind die Glieder eines Quirls unter sich verwachsen, so bezeichne ich dies (mit Grisebach) durch ein $\frown$; es bedeutet also $C\widehat{5}$ eine aus fünf Blumenblättern verwachsene Corolle; dagegen würde A $\underline{5}$ bedeuten, fünf mit dem tieferen (äusseren) Wirtel verwachsene Staubfäden. — Kommt es bei einer Familie oder Ordnung vor, dass einzelne Kreise, die sonst entwickelt sind, in gewissen Fällen nicht auftreten, so klammere ich die variable Zahl ein, es bedeutet also z. B. A 3 (+ 3) ein typisch aus zwei dreigliedrigen Quirlen bestehendes Androeceum, wo aber der innere Wirtel auch fehlen kann. — Um endlich sehr allgemeine Formeln zu gewinnen, können die bestimmten Zahlen durch kleine Buchstaben, wie in algebraischen Ausdrücken ersetzt werden; ebenso kann das Zeichen ∞ als Ausdruck dafür, dass in einem Kreise eine unbestimmte (nicht unendliche) Zahl von Gliedern möglich ist, benutzt werden.

Wenden wir diese Bezeichnungsweise sogleich auf die Monocotylen an, so ist die Blüthenformel derselben im Allgemeinen

$$K n \quad C n \quad A n + n \quad G n$$

In den meisten Fällen ist $n = 3$ und somit

$$K\, 3.{}^1/_3 \quad C 3 \quad A 3 + 3 \quad G 3$$

Als Beispiele einiger der wichtigeren Abweichungen von diesem Typus, der bei den Liliaceen seinen schönsten Ausdruck gewinnt, führe ich an:

Butomus umbellatus: K 3. $^1/_3$ C 3 A $3^2 + 3$ G 3 + 3 (vergl. p. 452),
Alisma Plantago: K 3. $^1/_3$ C 3 A 3 + 3 G ∞ (nach Payer),
Gramineen (meist): K 0 C $\dot{2}$ A 3 (+ 3) G $\underset{.}{2}$ (nach Döll), [1]
Bambusa dagegen: K 0 C 3 A 3 + 3 G 3 (nach Döll),
Orchideen (meist): K 3. $^1/_3$ C 3 A $\ddot{1}$ (+ .˙.) G $\underset{.}{2}$ (vergl. p. 470),
Cypripedium: K 3. $^1/_3$ C 3 A ˙.˙ + $\dot{2}$ G ?

Zwei und viergliedrige Blüthen sind bei den Monocotylen Ausnahmen, so z. B.:

Majanthemum bifolium: K 2 C 2 A 2 + 2 G 2 (nach Döll),
Paris quadrifolius: K 4 C 4 A 4 + 4 G 4 (nach Braun),
aber auch: K 5 C 5 A 5 + 5 G 5,
Potamogeton: K 0 C 0 A 2 + 2 G $\times$ 4 (?)
oder: K 0 C 0 A 4 G 4 (?)

b. In der Aufzählung der Unterabtheilungen folge ich dem System A. Braun's (in Flora der Provinz Brandenburg von Ascherson, Berlin 1864). Die Ordnungen sind nur der Uebersicht wegen numerirt, nicht als ob die gewählte Reihenfolge zugleich der Ausdruck ihrer Verwandtschaftsgrade wäre; für diesen Zweck müssten sowohl die Ordnungen selbst, als auch die Familien jeder Ordnung unter sich eher in Form eines Verzweigungssystems angeordnet werden. Die innerhalb der Ordnungsdiagnosen eingeklammerten Zahlen verweisen auf die Ordnungszahlen der betreffenden Familien, bei denen die angeführten Merkmale vorzugsweise vorkommen:

Ordnung 1. Helobiae; untergetauchte oder schwimmende Wasserpflanzen oder Sumpfpflanzen; in dieser Ordnung finden sich die einfachst organisirten Vertreter der ganzen Classe (z. B. Lemna mit schwimmendem thallusähnlichem Stamm), zugleich vielfach verschiedene Abweichungen von dem dreizähligen Blüthenschema, die Blätter sind rudimentär (bei Lemna [2]), oder bandförmig, oder gestielt mit breiter Spreite, diese oft mit gitterförmiger

1) C bedeutet hier die sog. Lodiculae der Grasblüthe, häutige oder fleischige Schüppchen an Stelle des inneren Perigonkreises; die äussere Spelze ist Deckblatt, die innere Vorblatt der Blüthe. Das Gynaeceum würde nach Payer anders zu formuliren sein.

2) Die Lemnaceen schliessen sich aber vielleicht besser den Aroideen an.

Nervatur. — Die Blüthenhülle fehlt (2) oder der innere Kreis ist corollinisch (4,5), das Androeceum enthält zuweilen mehr als zwei Kreise (5); das Gynaeceum besteht bei Lemna aus einem einfächerigen mehrsamigen Fruchtknoten mit axiler Placenta, aus 3—6 oder vielen monomeren Fruchtknoten (mit wandständigem Samen bei Butomus) oder aus 4 monomeren einsamigen bei Potamogeton, oder es ist ein unterständiger drei- bis sechsfächeriger (unvollkommen gefächerter) Fruchtknoten vorhanden (5). Das Endosperm ist klein oder fehlt ganz.

Familien: 1) Lemnaceen,
2) Najadeen,
3) Juncagineen,
4) Alismaceen,
5) Hydrocharideen.

Ordnung 2. Spadicifloren: Die Blüthen meist klein, in reichblüthigen Inflorescenzen, deren Spindel gern dick wird (Spadix); der ganze Blüthenstand ist meist, wenigstens anfangs, von einem nicht grünen Hüllblatt (Spatha) umgeben, welches bei den Aroideen die auffallendsten Formen annimmt; die Bracteen klein oder gar nicht entwickelt; das Perigon nicht corollinisch oder selbst verkümmert; Geschlechter oft monöcisch oder diöcisch; Blätter und die oberständige Frucht sehr verschieden; Samen oft sehr gross (2, 4) und mit mächtig entwickeltem Endosperm, welches den geraden kleinen Embryo umgiebt.

Familien: 1) Aroideen,
2) Pandaneen,
3) Cyclantheen,
4) Palmen.

Ordnung 3. Glumaceen; Blätter lang und schmal, zweireihig (1, 3) oder dreireihig (2) geordnet. Inflorescenz ohne eine Spatha, meist reichblüthig, Blüthen klein, meist zwischen kleinen Hochblättern (Glumen, Spelzen) versteckt; das Perigon mehr oder minder verkümmert; Frucht eine oberständige einfächerige, einsamige, trockene Schliessfrucht (Caryopse oder Nuss); Embryo im Endosperm axil (1) oder neben diesem. (3).

Familien: 1) Typhaceen,
2) Cyperaceen,
3) Gramineen.

Ordnung 4. Enantioblasten: Der Embryo in der geraden Samenknospe an dem Scheitel des Endosperms (dem Nabel gegenüber, daher der Name ἐναντίος gegenüber, βλάστη, Keim); die Blüthen klein und mit spelzenähnlichem (1) oder grossem, im inneren Kreise corollinischen Perigon (3, 4). Inflorescenzen zuweilen sympodial (4).

Familien: 1) Restiaceen,
2) Eriocauloneen,
3) Xyrideen,
4) Commelineen.

Ordnung 5. Liliifloren: Die Blüthen meist ansehnlich, oft sehr gross, die Kreise und Glieder in diesen typisch vollzählig, meist dreigliedrig, bei Majanthemum zwei-, bei Paris viergliedrig (2); die Perigonkreise gleichartig, spelzenähnlich bei 1, sonst corollinisch. Embryo vom Endosperm umschlossen; Frucht oberständig (1, 2) oder unterständig (3—8), meist dreifächerige (resp. zwei- oder vierfächerige) Kapsel oder Beere. Die grossen Blüthen haben Neigung zur zygomorphen (2, 3), die Inflorescenzen zur sympodialen Ausbildung (1, 2, 3). — Die Blätter sind immer lang, schmal, unten scheidig; Neigung zur Bildung von Zwiebeln (2, 3), perennirenden Rhizomen (1, 6), unterirdischen Knollen (2, 4). Dauerndes Dickenwachsthum der Stämme bei Dracaenen, Yucca, Aloë (2)

Familien: 1) Juncaceen,
2) Liliaceen,
3) Amaryllideen,
4) Dioscoreen,

5) Taccaceen,
6) Irideen,
7) Haemodoraceen,
8) Pontederieen.

Ordnung 6. Ananasinen.

Familie: Bromeliaceen.

Ordnung 7. Scitamineen: Perigon gross, corollinisch, Blüthe meist zygomorph oder selbst unsymmetrisch, Umwandlung von Staubfäden in corollinische Blätter (2); Frucht unterständig, dreifächerig, kapsel- oder beerenartig; das Endosperm durch Perisperm ersetzt. Lamina breit, gestielt, mit Mittelnerv.

Familien: 1) Musaceen,
2) Cannaceen,
3) Zingiberaceen.

Ordnung 8. Gynandrae: Beide Perigonkreise corollinisch, die ganze Blüthe zygomorph, von den sechs typischen Staubblättern meist nur ein äusseres, bei Cypripedium und Apostasieen nur zwei innern fruchtbar, mit dem Griffel mehr oder weniger verwachsen. Frucht unterständig, einfächerig, mit drei wandständigen Placenten; Samen sehr zahlreich, sehr klein, ohne Endosperm und Perisperm, Embryo klein, noch nicht mit Knospe und Wurzel versehen. Tropische Arten oft auf Bäumen, mit eigenthümlichen Luftwurzeln, bei uns einzelne chlorophyllfreie Humusbewohner (Corallorrhiza, Epipogum, diese ohne Wurzeln, Neottia u. a.).

Familien: 1) Orchideen
(und Apostasien), vielleicht auch
2) Burmanniaceen.

Classe 14.

Die Dicotyledonen.

1) Der Same der Dicotylen enthält der Anlage nach immer Endosperm; zuweilen ist es schon anfangs rudimentär, wie bei Tropaeolum und Trapa; häufig wird es während der Samenreife von dem kräftiger heranwachsenden Embryo ausgesogen und verdrängt, also ein endospermfreier Same zur Reife gebracht, dessen Embryo alsdann den Raum in der Samenschale ganz ausfüllt und nicht selten eine sehr beträchtliche Grösse erreicht (Aesculus, Quercus, Castanea, Juglans, Papilionaceen, Tropaeolum, Cruciferen, Compositen, Rosifloren, Cucurbitaceen u. v. a.); in zahlreichen anderen Familien wird das Endosperm nur zum Theil von dem Embryo verdrängt, oft entwickelt es sich während der Samenreife sehr kräftig; so dass der reife Same neben dem Embryo ein mehr oder minder grosses Endosperm enthält (Euphorbiaceen, Polygoneen, Umbelliferen u. a.), welches erst während der Keimung vom Embryo ausgesogen wird. Seltener ist das Vorkommen auch von Perisperm bei den Dicotylen (Nyctagineen, Nymphaeaceen, Piperaceen).

2) Der Embryo erlangt bei den chlorophyllfreien, kleinsamigen Schmarotzern und Humusbewohnern bis zur Samenreife meist eine sehr geringe Ausbildung; bei Monotropa bleibt er zweizellig, selbst bei der chlorophyllhaltigen Pyrola secunda wird er nur 8—16zellig (Hofmeister). Sehr kleine, noch unge-

gliederte Embryonen in Form eines rundlichen Gewebekörpers enthalten auch die reifen Samen der Orobanchen, Balanophoreen, Rafflesiaceen, Asarineen u. a.; der Embryo von Cuscuta ist zwar ziemlich gross, Blatt- und Wurzelbildung an der fadenförmigen Axe aber unterdrückt. Die zwar schmarotzende aber chlorophyllreiche Mistel (Loranthaceen) entwickelt dagegen einen nicht nur grossen, sondern auch wohl ausgebildeten Embryo.

Die äussere Gliederung des Embryo's beginnt meist mit der Anlage zweier opponirter Blätter (Cotyledonen), also mit einem (echten oder unechten?) Quirl und der Entstehung einer ersten Wurzel (Hauptwurzel) am Hinterende der Embryoanlage; seitliche Wurzeln, wie bei manchen Monocotylen, scheinen vor der Keimung am Embryonalstamm sich niemals zu bilden; dagegen werden Anlagen seitlicher Wurzeln in der Hauptwurzel selbst zuweilen gebildet (Cucurbita).

Die Hauptwurzel ist zuweilen rudimentär (Trapa, Nelumbium?); gewöhnlich ist sie übrigens sehr kurz, denn das, was man die Radicula zu nennen pflegt, ist das hypocotyle Stammglied, an dessen hinterem Ende die eigentliche Wurzelanlage breit ansitzt; sie verlängert sich meist sehr rasch bei der Keimung und treibt bald zahlreiche Nebenwurzeln in acropetaler Folge; indem sich die Verzweigung auch an diesen wiederholt, entsteht aus der Hauptwurzel des Keims ein meist kräftiges Wurzelsystem, dessen Mutterwurzel (Pfahlwurzel) sich oft während der ganzen Lebensdauer der Pflanze erhält und stark verdickt. — Wird die embryonale Axe zum aufrechten, dauernden Hauptstamm der Pflanze (Bäume und viele ein- bis zweijährige Stauden), so entwickeln sich meist alle späteren Wurzeln aus diesem primären Wurzelsystem, indem sie als adventive Bildungen zwischen den vorigen auftreten, sich dann aber acropetal verzweigen; bei anderer Lebensweise dagegen, wenn Stolonen, Knollen, Zwiebeln gebildet werden, oder die Stämme klettern (Epheu), oder wenn die Hauptwurzel früh verkümmert (Trapa), oder wenn der Stamm unterirdisch fortkriecht (Rhizome), treten aus ihm und seinen Zweigen seitliche Wurzeln hervor, die sich meist in streng acropetaler Folge bilden aber erst ziemlich weit hinter der Knospe zum Vorschein kommen. So wie bei den Monocotylen treten sie mit Vorliebe in der Nähe der Blattinsertionen auf, doch nicht selten auch mitten in den Internodien. Ueberhaupt ist bei den Dicotylen der Stamm zur Wurzelbildung an beliebigen Stellen geneigt, wenn diese dunkel und feucht gehalten werden: im Finstern vegetirende Cactus z. B. bilden unter dem fortwachsenden Scheitel des Stammes acropetale Wurzelreihen. — Wie bei den Monocotylen gewöhnlich, so wird bei den Dicotylen zuweilen die Hauptwurzel bald unthätig, durch neue seitliche Wurzeln ersetzt; so tritt z. B. bei Dahlia variabilis [1]) am Schluss der ersten Vegetationsperiode der Keimpflanze eine kräftige Wurzel seitlich aus dem hypocotylen Glied hervor, die dann knollig anschwillt; das primäre Wurzelsystem und die epicotyle Axe verschwindet und es bleibt nur die neue Wurzel, das hypocotyle Glied und die Axelknospen der Cotyledonen für die Fortsetzung der Vegetation übrig; noch auffallender ist es bei Ranunculus Ficaria (Irmisch l. c. p. 12), wo nach der Entwickelung der Hauptwurzel eine knollig anschwellende Seitenwurzel unter der primären Keimknospe (ähnlich wie bei Allium von einer Coleorrhiza umgeben)

1) Irmisch in Beiträge zur vergl. Morphol. der Pflanzen, Halle 1854, p. 30.

entsteht und sammt dieser sich erhält, während jene und die ersten Blätter verderben.

Die opponirten Cotyledonen sind, wie meist die Glieder eines Wirtels, gleichartig und gleichstark entwickelt; bei Trapa bleibt indessen der eine viel kleiner als der andere; bei Ranunculus Ficaria ist (nach Irmisch l. c. 12) nur ein, unten scheidiges Cotyledonarblatt vorhanden, ebenso fehlt ein Cotyledon bei Bulbocapnus (einer Section von Corydalis). — Dagegen kommen zuweilen als Abnormität auch drei Cotyledonen vor (Phaseolus vulgaris, Quercus, Amygdalus). — Bei der grossen Mehrzahl der Dicotylen werden die Cotyledonarblätter laubblattartig, sie bestehen aus einer flachen, später ergrünenden Lamina mit einem, unten oft scheidig umfassenden mit dem anderen verschmelzenden Stiel; die Lamina ist gewöhnlich unverzweigt, ganzrandig. Nicht selten, zumal im endospermfreien Samen, werden die Cotyledonen sehr dick und fleischig; sie bleiben dann bei der Keimung meist unter der Erde im Samen stecken; doch kommen sie bei Phaseolus vulgaris über die Erde (durch Verlängerung des hypocotylen Gliedes) und ergrünen, während sie ausgesogen werden, später fallen sie ab. Die fleischigen Cotyledonen von Cucurbita wachsen bei der Keimung zu grossen grünen Blättern aus.

Die embryonale Axe geht abwärts, oft allmählich (Phaseolus), zuweilen aber auch scharf abgesetzt (Cucurbitaceen) in die Hauptwurzel über, dieses zwischen den Cotyledonen und dem Wurzelansatz liegende hypocotyle Glied ist innerhalb einfacher gebaut als die folgenden Internodien, seine Fibrovasalstränge gehen unten continuirlich in den axilen Strang der Hauptwurzel über; oft ist die Grenze kaum zu bestimmen. Aeusserlich ist aber die Grenze zwischen Stamm und Wurzel der Keimpflanze meist leicht an den Wurzelhaaren zu erkennen; doch wird diess später verwischt, wenn beide sich verdicken (Bäume, Ricinus, Beta, Bryonia). — Oberhalb der Cotyledonen endigt die Keimaxe oft als kurzer, nackter Kegel (Cucurbita), oder bildet eine kleine Blattknospe, die zuweilen recht zahlreiche Blätter mit Axelknospen enthält (Faba); bei Phaseolus ist das epicotyle Stammglied verlängert und trägt zwei mit den Cotyledonen decussirte, schon weitentwickelte Laubblätter innerhalb des Samens.

3) Die Erstarkung der Keimpflanze kann durch die primäre Axe selbst vermittelt werden, indem diese bis zur Blühreife fortwächst und sich kräftiger entwickelt als alle Seitensprosse; so bei den Bäumen und vielen ein- und zweijährigen Stauden; der Hauptstamm der Linde baut sich zwar aus einer Reihe von Sprossgenerationen auf, aber der Embryonalstamm selbst bleibt erhalten und bildet die Basis des Stammes. — Dagegen kommt es auch bei den Dicotylen häufig vor, dass die embryonale Axe bald nach der Keimung oder am Ende der ersten Vegetationsperiode oft sammt der Hauptwurzel abstirbt, während die Axelsprosse der Cotyledonen oder höherer Blätter das Leben des Individuums allein erhalten (Physalis Alkekengi, Mentha arvensis und viele andere Labiaten, Bryonia alba: Irmisch l. c. 1856. p. 3, Polygonum amphibium, Lysimachia vulgaris: Irmisch in Bot. Zeitg. 1861. p. 105).

4) Das Verhalten der Fibrovasalstränge im Stamme der Dicotylen ist ein sehr mannigfaltiges. Abgesehen von einigen einfach gebauten Wasserpflanzen, bei denen ein axiler Fibrovasalcylinder den Stamm durchläuft und im Gipfel desselben sich als stammeigener Strang fortbildet, an welchem sich die

später gebildeten Stränge der Blätter anlegen (Hippuris, Aldrovandia, Ceratophyllum, etwas abweichend auch Trapa nach Sanio: Bot. Zeitg. 1865, p. 191 ff.)[1]), ist es die allgemeine Regel, dass zuerst gemeinsame Stränge entstehen, deren von den Blattinsertionen abwärts meist durch mehrere Internodien hinablaufende Schenkel, die Blattspurstränge, sich unten zwischen ältere Stränge einschieben und sich endlich an diese seitlich anlegen[2]); zuweilen erfährt dabei jeder Strang im Stamme eine Drehung nach derselben Seite hin, so dass die sympodial verschmolzenen Blattspurstränge innerhalb der Stammrinde schraubig gewunden emporsteigen (Iberis); häufig aber verlaufen die Blattspurstränge parallel der Stammaxe bis zu ihrer Anastomose mit tieferen Strängen. Jeder Querschnitt des Stammes enthält also auch hier die Querschnitte von Strängen, welche oben in verschieden alte Blätter ausbiegen, ähnlich wie bei den Monocotylen; wodurch sich aber die Dicotylen von diesen im Allgemeinen unterscheiden, ist der Umstand, dass die Blattspurstränge sämmtlich in ihrem absteigenden Verlaufe gleich weit von der Oberfläche des Stammes entfernt bleiben, sie zeigen daher im radialen Längsschnitt keine Kreuzungen und im Querschnitt des Stammes liegen sie sämmtlich in einem Kreise oder Ringe, der mit dem Stammumfang concentrisch ist. Die Stränge können zuweilen durch zwischen ihnen liegende Markverbindungen (p. 406) getrennt bleiben, bei einigermaassen energischem Dickenwachsthum aber und bei Neigung zur Holzbildung, werden die Markverbindungen durch Cambium überbrückt und so ein geschlossener Cambiumring gebildet, der zwischen den Xylem- und Phloëmtheilen der Stränge hinläuft und die Markverbindungen zwischen den Strängen überschreitet (p. 93, Fig. 84, *c* und *cb*, p. 104 und 105); sowohl innerhalb der primären Stränge, als zwischen ihnen bildet nun der Cambiumring nach aussen hin Phloëmschichten, durchsetzt von Phloëmstrahlen, nach innen hin Xylem, durchsetzt von Xylemstrahlen. Wenn der Cambiumring noch nicht oder eben erst sich geschlossen hat, so erscheint das ihn umgebende Grundgewebe als primäre Rinde, das von ihm umschlossene Grundgewebe als Mark, die zwischen den Bündeln liegenden Grundgewebelamellen als Markverbindungen. Die getrennten Xylemtheile der Blattspurstränge bilden das primäre Holz oder die Markscheide, die getrennten Phloëmtheile der primären Stränge den primären Basttheil (Rindenscheide nach Nägeli); zwischen beiden, sowie zwischen primärer Rinde und primärem Mark wird nun durch die Thätigkeit des Cambiumringes secundäres Phloëm und secundäres Holz eingeschoben. Das Letztere bildet in den meisten Fällen (den meisten Bäumen, Ricinus, Helianthus annuus u. v. a.) einen geschlossenen compacten Hohlcylinder, durchsetzt von schmalen Xylemstrahlen; das secundäre Phloëm dagegen bildet häufig reichlich Parenchym; alles was zwischen der primären Rinde und dem Cambiumring liegt, kann als secundäre Rinde bezeichnet werden; ihre Zusammensetzung ist sehr verschieden, je nachdem die fibrösen oder die rein parenchymatischen Gewebe vorwiegen. — Das primäre Holz und der primäre Bast, den Blattspursträngen allein angehörend, machen das Längenwachsthum der Internodien mit, sie enthalten daher die längsten Gefässe, Holzzellen und Bastzellen; das primäre Holz (die Markscheide) enthält allein Ringgefässe und abrollbare Schraubengefässe. In allen diesen Be-

1) Vergl. auch unser 3. Cap. p. 140.

2) J. Hanstein in Jahrb. f. wiss. Bot. I. p. 233.

ziehungen stimmt das Wachsthum der meisten Dicotylen mit dem der Gymnospermenstämme vollkommen überein. Von den Cycadeen und Coniferen unterscheidet sich dieser sogen. Dicotylentypus nur darin, dass im secundären, aus dem Cambiumring entstehenden Holz neben den verschiedenen Holzzellen auch immer weite Gefässe gebildet werden, deren Glieder kurz, quer abgestutzt, deren Wände gehöft getüpfelt sind; Ring- und Schraubengefässe werden im secundären Holze nicht erzeugt; die Gnetaceen machen (p. 430) in dieser Hinsicht den Uebergang von den übrigen Gymnospermen zu den normalen Dicotylen.

Von diesem normalen Verhalten weichen nun zunächst die Sapindaceen [1]) in sehr auffallender Weise ab. Manche unter ihnen sind normal gebaut, bei anderen aber zeigt der Querschnitt des Stammes ausserhalb des gewöhnlichen Holzringes noch mehrere in der secundären Rinde liegende, kleinere in sich geschlossene Holzringe von verschiedenem Umriss; jeder der letzteren wächst gleich jenem durch eine ihn umgebende Cambiumschicht in die Dicke fort. Nägeli nimmt an, die erste Ursache dieses Verhaltens liege darin, dass die primären Fibrovasalstränge des Stammes auf dem Querschnitt nicht in einem Kreise liegen, sondern gruppenweise mehr nach aussen oder innen. Wenn nun die Cambiumüberbrückungen im Grundgewebe sich bilden, so werden die isolirten Stränge, je nach ihrer Gruppirung auf dem Querschnitt, zu einem (Paullinia) oder mehreren (Serjana) geschlossenen Ringen verbunden.

Eine grössere Zahl von verschiedenen Abweichungen des normalen Stammbaues wird aber bei verschiedenen Familien dadurch herbeigeführt, dass ausser den Blattspursträngen im Stamm noch andere stammeigene Stränge von späterem Ursprung auftreten, und zwar entweder innerhalb des primären Markes oder ausserhalb des Ringes, in welchem die Blattspurstränge liegen. Die genauere Kenntniss dieser Fälle verdankt man z. Th. Nägeli [2]), ganz besonders aber den sehr ausführlichen Arbeiten Sanio's [3]), auf welche ich vorzugsweise neben eigenen Beobachtungen, die hier folgenden kurzen Andeutungen stütze, ohne auf weitläufige Einzelheiten eingehen zu können; besonders muss ich es mir versagen, das Verhalten des Sanio'schen Verdickungsringes oder Nägeli'schen Meristemringes, in welchem die Bündel entstehen, genauer darzulegen, da diess ohne grosse Weitläufigkeiten nicht angeht.

Die hierher gehörigen Vorkommnisse lassen sich in zwei Gruppen eintheilen, je nachdem die secundären, stammeigenen Stränge innerhalb des Kreises der Blattspurstränge oder ausserhalb desselben entstehen; Sanio nennt jenes die endogene, dieses die axogene Bildung.

E r s t e G r u p p e: die stammeigenen secundären Stränge bilden sich ausserhalb der Blattspurstränge (exogen).

a. Die Blattspuren liegen nahe der Stammaxe und bleiben mehr oder weniger isolirt, während die stammeigenen secundären Stränge einem geschlossenen, nach aussen fortwachsenden Cambiumringe (ursprünglich einem Verdickungsringe in Sanio's Sinne) angehören: so bei Mirabilis, Amaranthus, Atriplex, Phytolacca.

b. Die Blattspuren liegen auf dem Querschnitt in einem Ring und wachsen durch einen

1) Nägeli: Dickenwachsthum des Stengels und Anordnung der Gefässstränge bei den Sapindaceen, München, 1864.

2) Nägeli in Beiträge zur wiss. Bot. I, 1858.

3) Sanio in Bot. Zeitung 1864. p. 193 ff und Bot. Zeitung 1865. p. 165 ff.

geschlossenen Cambiumring fort, der aber bald erlischt; es tritt dann ausserhalb des erloschenen Cambiumringes ein neuer auf, nach dessen Erlöschen abermals weiter aussen ein neuer Cambiumring sich constituirt; es entstehen somit mehrere, nach und nach an Zahl zunehmende Kreise von Fibrovasalsträngen; bei vielen Menispermeen (z. B. Cocculus) bildet sich der neue äussere Gefässbündelkreis sammt seinem Cambiumringe in einem Meristemringe, der in der primären Rinde, also ausserhalb des primären Bastes liegt, ein Vorgang, der sich in der immer fortwachsenden primären Rinde wiederholt (Nägeli); bei Phytolacca dagegen und (nach Eichler[1]) auch bei den Dilleniaceen, Bauhinien, Polygaleen (Securidaca, Comesperma), Cissus und Phytocrene entstehen die successiven Bündelkreise in der secundären Rinde (Epenrinde Nägeli's). Phytolacca schliesst sich ausserdem noch an die unter a. genannten Fälle dadurch an, dass die ersten Bündel (nach Nägeli l. c. 14, also doch wohl die Blattspuren) im Mark isolirt liegen, und schon der erste geschlossene, sie umgebende Ring ein secundäres Erzeugniss des Dickenwachsthums ist.

Zweite Gruppe: Die secundären stammeigenen Stränge entstehen frühzeitig nach den Blattspursträngen weiter einwärts von diesen, näher der Stammaxe (endogen).

a. Sowohl die Blattspuren, wie die secundären endogenen Stränge bleiben isolirt, sie werden nicht durch einen geschlossenen Cambiumring verbunden, anastomosiren aber mit einander; so bei Cucurbita, Nymphaeaceen, Papaver (?), der Querschnitt des Stammes ähnelt mehr oder weniger dem eines monocotylen, besonders bei Nymphaeaceen.

b. Die Blattspurstränge (also die primären Bündel) liegen auf dem Querschnitt in einem Ring und sind durch einen Cambiumring verbunden, die secundären, stammeigenen Stränge entstehen frühzeitig schon im Mark und bleiben isolirt, auf dem Querschnitt zerstreut, in den Stammknoten anastomosiren sie unter sich und mit den Blattspursträngen: Piperaceen, Begoniaceen, Aralia (Sanio).

Die Zellenformen des Phloëms und Xylems der Dicotylen wurden schon p. 96 ff. im Allgemeinen charakterisirt; Genaueres im Einzelnen ist bei Sanio: Bot. Zeitg. 1863. p. 401 ff. zu finden. Hier sei nur zweier eigenthümlichen Vorkommnisse gedacht: bei den Cucurbitaceen, manchen Solaneen, Nerium, (in gewissem Sinne auch bei Tecoma radicans) u. a. findet sich nicht nur auf der Aussenseite, sondern auch auf der Innenseite der Fibrovasalstränge ein Phloëmtheil, der besonders bei den Cucurbitaceen stark entwickelt ist. — Die markständigen, isolirten, von dem Holzring umschlossenen Stränge zeigen zuweilen eine abweichende Anordnung ihres Phloëm- und Xylemtheils; so zeigt Aralia racemosa nach Sanio innerhalb des äusseren, durch einen Cambiumring sich fortbildenden Kreises einen inneren (endogenen) Kreis von geschlossenen Fibrovasalsträngen, deren Xylem der Peripherie, deren Phloëm der Axe des Stammes zugekehrt ist. Die isolirten Stränge im Mark von Phytolacca dioica dagegen bestehen nach Nägeli auf dem Querschnitt aus einem Hohlcylinder von Holz, der das Phloëm allseitig umgiebt und selbst von Xylemstrahlen durchbrochen ist. Auch die markständigen isolirten Stränge in der Inflorescenzspindel von Ricinus communis bestehen aus einem dünnen axilen Strang von Phloëm (?), welcher von einer Scheide strahlig angeordneter Zellen (Xylem?) umgeben wird.

Eine Collenchymschicht unter der Epidermis der Internodien und Blattstiele ist bei den Dicotylen sehr verbreitet.

5) Die Blattstellung ist in der Classe der Dicotylen viel mannigfaltiger

1) Eichler: Denkschrift. der kön. bayer. bot. Gesellsch. Bd. V. Heft I. p. 20 (Regensburg 1864).

als in irgend einer anderen Pflanzenclasse; die alternirend zweizeilige Stellung, spiralige Anordnung nach den Divergenzen $^1/_3$, $^2/_5$, $^3/_8$ sind häufig, aber auch beliebige andere geradreihige und ausweichende Anordnungen kommen vielfach vor; unter den Quirlen sind die decussirten zweigliedrigen die häufigsten, doch auch alternirend drei- und mehrgliedrige nicht selten. Gewöhnlich ändert sich die Blattstellung bei fortschreitendem Wachsthum derselben Axe, am auffallendsten beim Uebergang zur Blüthenbildung. Einfachere Stellungsverhältnisse, zumal die Decussation, sind bei manchen Familien constant, complicirtere meist inconstant; sehr verbreitet sind innerhalb der Blüthe alternirend fünfgliedrige Wirtel.

6) Nicht minder mannigfaltig sind die Blattformen. Gewöhnlich gliedern sich die Laubblätter in einen Stiel und eine flache Lamina, die sich meist verzweigt und so als gelapptes, gefiedertes, mehrfach gefiedertes, zertheiltes, zusammengesetztes Blatt auftritt; auch wo die Lamina nicht deutlich verzweigt ist, pflegt sie doch am Rande gezähnt, gekerbt, ausgeschnitten u. s. w. zu sein. So wie am Stamm, ist die Verzweigung auch des Blattes wahrscheinlich niemals dichotomisch sondern der Anlage noch immer monopodial, sie kann sich aber zuweilen sympodial ausbilden (Helleborus). Nicht selten verwandeln sich Blätter in Ranken oder Dornen, zuweilen wird die Lamina oder ein Anhang derselben schlauchförmig (vorn offen) wie bei Nepenthes, Cephalotus, den Blumenblättern (Nectarien) von Helleborus u. s. w.; überhaupt ist in keiner anderen Pflanzenclasse die Metamorphose der Blätter, d. h. ihre Adaptation für die verschiedensten physiologischen Zwecke so mannigfaltig, wie bei den Dicotylen.

Auch die Insertion des Blattes am Stamm ist sehr verschieden und manche Verhältnisse derselben sind ziemlich constant bei grösseren Abtheilungen: die scheidenförmige stengelumfassende Ausbildung der Blattbasis ist nicht häufig (Umbelliferen), dagegen kommen hier Nebenblätter (Stipulae) in vielen Familien und Ordnungen constant vor; als eine Verbindung von Blattscheide und Ligula kann die Ochtrea der Polygoneen aufgefasst werden. Als besonders auffallend ist ferner die häufig aber nicht constant vorkommende Verschmelzung der Basaltheile ungestielter opponirter Laubblätter zu erwähnen, der Art, dass ein Blattpaar eine zusammenhängende Laubfläche darstellt, durch welche der Stamm hindurchgeht, so z. B. bei Lamium amplexicaule, Dipsacus fullonum, Silphiumarten, Lonicera Caprifolium, manchen Eucalyptus u. a. Eine Eigenthümlichkeit mancher Dicotylen sind die rechts und links von der Blattinsertion am Stamme hinablaufenden Laminastreifen, wie sie in besonders ausgezeichneter Form bei Verbascum thapsiforme und Onopordon vorkommen. Auch das nicht selten vorkommende schildförmige Laubblatt (folium peltatum) findet sich kaum anderswo als bei den Dicotylen in so ausgeprägter Form z. B. bei Tropaeolum majus, Victoria regia; es ähnelt in seiner Entstehung dem gefingerten Blatt von Lupinus u. a.

Die Nervatur der Laubblätter der Dicotylen ist vor der der Monocotylen durch die zahlreicheren, auf der Unterseite vorspringenden Nerven und durch die netzartigen Verbindungen derselben mittels feinerer im Mesophyll selbst verlaufender Fibrovasalstränge ausgezeichnet. Die vorspringenden Nerven bestehen aus einer Parenchymmasse, in welcher die stärksten Stränge des Blattes verlaufen, die ihrerseits meist ausser der Epidermis von einer Collenchymschicht umgeben ist. Der Mittelnerv (Medianus) der das Blatt meist in zwei symmetrische Hälften theilt, giebt nach rechts und links seitliche Nerven ab; oft entspringen von der

Basis der Lamina aus rechts und links vom Medianus noch je ein, zwei, drei starke Nerven, die sich ähnlich wie jener verhalten. Das ganze System der vorspringenden Nerven eines Laubblattes verhält sich wie ein monopodial angelegtes und meist auch monopodial ausgebildetes, in einer Fläche liegendes Verzweigungssystem, dessen Zwischenräume mit grünem Mesophyll ganz oder theilweise ausgefüllt sind, und in diesem Mesophyll verlaufen die zu polygonalen oder rundlichen Maschen verbundenen Anastomosen, durch welche die Fibrovasalstränge der Nerven unter einander verbunden und mit allen Theilen des Mesophylls in Verbindung gesetzt werden; innerhalb der Maschen entspringen meist noch feinere Stränge, die dann im Mesophyll blind endigen. — Die Nervatur vieler Kelch- und Carpellblätter (Datura) verhält sich ähnlich, wie die der Laubblätter; bei den schuppenförmigen oder häutigen Niederblättern, Hochblättern und Blumenblättern fehlen die vorspringenden Nerven meist und der Verlauf der Fibrovasalstränge in solchen Blättern gleicht mehr dem der einfacheren Monocotylenblätter.

7) Die Blüthen der meisten Dicotylen bestehen aus vier Blattformationen, deren jede durch einen Blattquirl vertreten ist; die Quirle alterniren. Der äussere Hüllkreis ist meist grün und derb und wird dann als Kelch (seine Blätter als Sepala) bezeichnet; der innere Hüllkreis, die Corolle (deren Glieder Petala heissen) ist meist zart, ungefärbt oder auffallend bunt (nicht grün). Auf die Corolle folgt das Andröceum, auf dieses als vierter Wirtel die Carpelle. — Sehr häufig fehlt die Corolle, was man aus dem Umstande schliesst, dass die Staubblätter denen des einzigen Hüllkreises, der in diesem Falle zuweilen corollinisch wird, superponirt oder selbst angewachsen sind, also die Stellung haben, die sie auch dann einnehmen würden, wenn eine Corolle vorhanden wäre, die mit Kelch und Andröceumwirtel alternirt. Doch kommt es auch vor (Asarineen u. a.), dass wirklich nur ein Hüllkreis vorhanden ist, auf den alternirend sofort das Andröceum folgt; hier und in vielen anderen Fällen sind die Blüthenquirle dreigliedrig, es kommen ausserdem nicht selten zwei- und viergliedrige vor. Während die fünfgliedrigen Blüthen in grossen Gruppen constant sind, pflegen die zwei-, drei- und viergliedrigen meist sporadisch im Systeme aufzutreten. Ausserdem kommen endlich in einem Verwandtschaftskreise, bei den Ranunculaceen, Magnoliaceen, Nymphaeaceen spiralige Stellungen der Hüllkreise, der Geschlechtsblätter oder sämmtlicher Blattgebilde der Blüthe vor; meist ist dann die Zahl der nicht quirlig geordneten Gebilde eine grosse und unbestimmte, der sie tragende Theil der Blüthenaxe verlängert. Endlich ist hier hervorzuheben, dass zuweilen (ausgezeichnet bei den Primulaceen) die Samenknospen aus der Blüthenaxe selbst entspringen, also morphologisch genommen oberhalb der Insertion der Carpelle; in diesem Falle sind die Samenknospen Aequivalente ganzer Blätter und bilden so eine fünfte Blattformation in der Blüthe.

Wenn schon in diesen Zahlen- und Stellungsverhältnissen der Dicotylenblüthen so bedeutende ursprüngliche Verschiedenheiten auftreten, so kommt nun eine fast endlose Mannigfaltigkeit dadurch zu Stande, dass Verwachsungen der Glieder eines Quirls, oder Verschmelzung zweier Quirle, Fehlschlagen einzelner Glieder oder Quirle, Vermehrung der Gliederzahl, Verzweigung der Glieder (zumal der Staubblätter) in der verschiedensten Weise eintreten; Verschiebungen der Blüthenaxe bewirken die Bildung perigynischer und epigynischer Blüthen; regelmässige und zygomorphe Ausbildung der ganzen Blüthe oder einzelner Kreise der-

selben steigern die Mannigfaltigkeit noch, die durch die äussere Form der einzelnen Blattformationen schon gegeben ist.

8) Die Samenknospen der Dicotylen haben häufig, besonders bei der Abtheilung der Gamopetalen (Sympetalen) nur ein Integument, nicht selten aber bildet sich während der Samenreife ein Samenmantel (Arillus) aus z. B. Evonymus, Myristica u. a.; der sonderbaren Auswüchse des Embryosackes, die hier oft vorkommen, und des oft durch Zelltheilung angelegten Endosperms wurde schon früher (p. 436) ausführlicher gedacht. — Bei den besonders wieder unter den Sympetalen so häufigen Schmarotzern und Humusbewohnern ist die Samenknospe selbst nicht selten rudimentär, bei den Balanophoreen z. B. auf einen nackten, wenigzelligen Knospenkern reducirt, bei den Loranthaceen sogar mit dem Gewebe des unterständigen Fruchtknotens völlig verschmolzen.

a. Bevor ich auf die Systematik der Classe eingehe, will ich auch hier durch Zusammenstellung einiger Blüthenformeln den Anfänger auf die Verschiedenheit der Typen einerseits und auf die Gleichartigkeit derselben bei ganz verschiedener späterer Ausbildung der Blüthentheile aufmerksam machen. Die Zusammensetzung der Formeln ist nach dem p. 478 Gesagten verständlich; wo Samenknospen als Aequivalente ganzer Blätter an der Blüthenaxe vorkommen, habe ich den Buchstaben S hinter G gesetzt. Die Formeln sind meist nach Payer's Angaben (Organogénie de la fleur), z. Th. nach Döll (Flora des Grossherzogthums Baden 1859) und nach Eichler (l. c.) entworfen, was hinter der Formel durch die Anfangsbuchstaben *P, E, D* angedeutet ist.

I. Zweigliedrige Blüthen.

Fumariaceen:	$K\,2\;C\,2+2\;A\,2+:\;G\,\hat{2}$ (*E*).
Cruciferen:	$K\,2+2\;C\times 4\;A\,2+2^{2}\;G\,\hat{2}\,(+2)$ (*E*).
Papaver:	$K\,2\;C\,2+2\;A\,\infty+\infty+..\;G\,\infty$

II. Viergliedrige Blüthen.

Epilobium spicatum:	$K\,2+2\;C\times 4\;A\,4+4\;G\,\hat{4}$ (*P*).
Trapa natans:	$K\,2+2\;C\times 4\;A\,4\;G\,\hat{2}$ (..) (*P*).
Anadenia Manglesii, eine Proteacee:	$K\,2+2\;C\,o\;A\,\underline{4}\;G\,1$ (*P*).

III. Dreigliederige Blüthen.

Rheum:	$K\,3\,{}^{1}/_{3}\;C\,3\;A\,3^{2}+3\;G\,\hat{3}\;S\,1$ (*P*).
Asarum:	$K\,3\,{}^{1}/_{3}\;A\,3+6\;G\,\hat{6}$ (*P*).
Berberis:	$K\,3+3\;C\,3+3\;A\,3+3\;G\,1$ (*P*).
Podophyllum:	$K\,3\;C\,3+3^{2}\;A\,3^{3}+3\;G\,1$ (*P*).

Epimedium ist gleich Berberis und Podophyllum eine Berberidee, aber zweigliederig, nämlich: $K\,2+2\;C\,2+2\;A\,2+2\;G\,1$ (*P*).

IV. Fünfgliederige Blüthen.

Lineen u. Balsamineen:	$K\,5\,{}^{1}/_{5}\;C\,5\;A\,5\;G\,\hat{5}$ (*P, D*).
Oxalideen:	$K\,5\,{}^{1}/_{5}\;C\,5\;A\,\underline{\hat{5}+\hat{5}}\;G\,\hat{5}$ (*P*).
Althaea:	$K\,5\,{}^{1}/_{5}\;C\,5\;A\,\hat{5}^{v}\;G\,\hat{5}^{v}$.
Convolvulaceen:	$K\,5\,{}^{1}/_{5}\;C\,\hat{5}\;A\,\underline{5}\;G\,\hat{2}$ (*P*).
Labiaten:	$K\,\hat{5}\downarrow\;C\,\hat{5}\uparrow\;A\,\underline{4}\;G\,\hat{2}$ (*P*).
Papilionaceen:	$K\,\hat{5}\uparrow\;C\,5\uparrow\;A\,\widehat{\underline{5}+4}\,{}^{+1}\;G\,1$ (*P*).
Umbelliferen:	$K\,5\,{}^{1}/_{5}\;C\,5\;A\,5\;G\,2$ (*P*).
Primulaceen:	$K\,\hat{5}\,{}^{1}/_{5}\;C\,\hat{5}\,(+5)\;A\,\underline{5}\;G\,\hat{5}\;S\,\infty$.
Compositen:	$K\,\hat{5}\,{}^{1}/_{5}\;C\,\hat{5}\;A\,\underline{5}\;G\,\hat{\underline{2}}\;S\,1$.
Rosa:	$K\,5\,{}^{1}/_{5}\;C\,5\;A\,5+10+\infty+..\;G\,\infty$ (*P*).

V. Spiralige Blüthen (vergl. p. 462).

b. Systematische Uebersicht der Dicotylen. Die Abgrenzung der einzelnen sehr zahlreichen Familien dieser Classe ist oft eine sehr natürliche, oft aber auch künstlich; die Zusammenfassung verwandter Familien in Ordnungen ist von Endlicher mit Glück angebahnt und von Neueren weiter ausgebildet; auch gelingt es bereits, längere Reihen von Ordnungen verwandtschaftlich zusammenzustellen; es bleiben dann aber mehrfach Familien und Ordnungen übrig, die in keine dieser Reihen passen wollen.

Die von De Candolle und Endlicher angenommene Gruppirung aller Dicotylen in drei Unterclassen: Apetalae, Gamopetalae (Sympetalae) und Eleuteropetalae (Dialypetalae) ist zwar für die erste Orientirung zweckmässig, aber wahrscheinlich, wenigstens bei strenger Durchführung unnatürlich oder künstlich.

A. Braun hat den grössten Theil der früheren Apetalen den Eleuteropetalen einverleibt und Johannes Hanstein auch die übrigen noch dort untergebracht. Dieses Verfahren geht offenbar von der Annahme aus, dass bei den Dicotylen typisch zwei Hüllkreise vorhanden sind, von denen der innere, die Corolle, als abortirend bei den fraglichen Familien betrachtet wird; [1]) bei vielen Familien der Endlicher'schen Apetalae ist das unzweifelhaft richtig, bei anderen zweifelhaft, bei einer längeren Reihe aber ist es gewiss oder wahrscheinlich, dass schon der Anlage nach typisch nur ein Hüllkreis vorhanden ist; solche Pflanzen können weder den Sympetalen noch den Eleuteropetalen einverleibt werden und ich stelle sie hier als erste Unterclasse mit dem Namen Monochlamydeen zusammen, wobei aber zu bemerken ist, dass einzelne Familien vielleicht einen anderen Platz verdienen.

Im Uebrigen folge ich der Anordnung Hanstein's in dessen »Uebersicht des natürlichen Pflanzensystems« (Bonn 1867) und benutze dabei meist die Ordnungsdiagnosen A. Braun's (in Flora der Pr. Brandenburg, Berlin 1864) mit Kürzungen und eigenen Zusätzen nach Endlicher und Payer. Hanstein's Uebersicht bietet den Vortheil, dass die verwandten Familien der zweiten und dritten Unterclasse in Reihen zusammengeordnet sind und so eine mehr übersichtliche Gliederung des ganzen Systems erzielt wird. Die Angaben über Endospermbildung durch Theilung bei den Monochlamydeen und Sympetalen sind Hofmeister entlehnt (Abh. d. k. Sächs. Ges. der Wiss. VI, p. 535.). Wenn bei den Diagnosen über die Zahl der Quirle nichts weiter bemerkt ist, so sind deren vier alternirende: Kelch, Corolle, Androeceum und Gynaeceum vorhanden.

Erste Unterclasse: Monochlamydeen.

Es ist typisch nur ein Hüllkreis, der auch fehlen kann, vorhanden. Bei vielen darauf untersuchten Familien dieser Classe wird das Endosperm durch Theilung des Embryosackes angelegt.

Ordnung 1. Asarineen: Schlingpflanzen oder Humusbewohner; meist ohne Nebenblätter; Blüthenkreise dreizählig oder mit zwei multiplicirt, Perigon röhrig; Staubblätter bei Fam. 1 mit dem dicken Griffel verwachsen; Narbenkörper scheibenförmig, strahlig. Fruchtknoten unterständig, durch die in der Mitte zusammenstossenden Placenten sechsfächerig, vielsamig; Samen endospermhaltig, Endosperm durch Theilung angelegt, Embryo klein oder rudimentär.

Familien: 1) Aristolochieen,
2) Asarineen.

Hier schliessen sich vielleicht die Nepentheen an.

Ordnung 2. Cytineen: Wurzelschmarotzer ohne Chlorophyll mit sehr degenerirtem Vegetationskörper. Blüthen bei einigen einzeln und sehr gross, bei andern kleiner und gehäuft: hermaphrodit oder eingeschlechtig; Perigontheile mehr oder minder verwachsen, drei-, vier-, fünftheilig, ebenso viel oder doppelt so viel Staubblätter, im ersten

1) Wenn die Staubblätter dem äusseren Hüllkreise superponirt sind, so kann dies auf Abort eines inneren Hüllkreises beruhen, es kann aber auch auf sehr verschiedene andere Weise zu Stande kommen, worüber die Entwickelungsgeschichte allein Aufschluss giebt.

Fall den Perigontheilen superponirt, meist mit der dicken Griffelsäule verwachsen; Antheren zwei- oder vielfächerig. Der halb unterständige Fruchtknoten mit vielen Placenten; Samen zahlreich, sehr klein, Embryo z. Th. rudimentär; Endosperm (bei Fam. 1) durch Theilung angelegt.

Familien: 1) Cytineen,
2) Rafflesiaceen.

Ordnung 3. Balanophoren: Wurzelschmarotzer ohne Chlorophyll mit deformirten Vegetationsorganen, z. Th. auch rudimentären Geschlechtsorganen. — Blüthen diöcisch oder monöcisch, klein, in reichblüthigen Inflorescenzen; die männlichen mit einem Perigon- und einem Staubblatt, oder mit drei- oder viergliedrigen Wirteln; Staubblätter den Perigontheilen superponirt und eingefügt; die weibliche Blüthe mit rudimentärem oder keinem Perigon, oft aus einem einzigen, nackten, zuweilen mit den Nachbarn verwachsenen Fruchtknoten bestehend; dieser einfächerig einsamig, zuweilen anfangs zweifächerig. Die Samenknospe hat bei Cynomorium ein Integument, besteht aber sonst nur aus dem nackten Knospenkern, der selbst nur aus wenigen Zellen gebildet ist. Der Embryo ist sehr klein, oft aus wenig Zellen zusammengesetzt, bei Sarcophyt mit angedeuteten, bei Mystropetalon mit grösseren Cotyledonen; Endosperm durch Theilung angelegt (Hofmeister).

Familie: Balanophoren.

Ordnung 4. Hippuriden: Hippuris ist nach J. D. Hooker und Hofmeister (l. c. p. 603) mit den Balanophoren zunächst verwandt; gleich jenen hat sie einen nackten Knospenkern und Endospermbildung durch Theilung. An Hippuris schliessen sich aber wohl natürlich an die Callitricheen und Ceratophylleen, von denen die ersteren nach Hegelmaier eine nackte Samenknospe besitzen. Es sind Wasserpflanzen mit verticillirten grünen Blättern und seitlichen Blüthen; das Perigon undeutlich (Fam. 1) oder fehlend (Fam. 2) oder vieltheilig (Fam. 3), nur ein Staubblatt bei Fam. 1 und 2 oder viele bei Fam. 3; Fruchtknoten einfächerig einsamig bei Fam. 1 und 3, unterständig bei Fam. 1, oberständig bei Fam. 3; vierfächerig aber aus zwei Carpellen bestehend, frei bei Fam. 2. Die Blüthen sind monöcisch bei 2 und 3.

Familien: 1) Hippurideen,
2) Callitricheen,
3) Ceratophylleen.
(Hierher vielleicht auch Myriophyllum.)

Ordnung 5. Santalinen: Chlorophyllhaltige, mit einfachen Laubblättern versehene Parasiten, theils auf Wurzeln (Fam. 1), meist auf Baumästen schmarotzend. Blüthenkreise dreigliedrig (und verdoppelt bei Loranthus), oder vier- bis achtgliedrig (z. B. viergliedrig bei Viscum), oder vier- bis fünfgliedrig (Fam. 1). Staubblätter den Perigontheilen eingefügt oder mit ihnen völlig verschmolzen und dann vielfächerig (Viscum); Fruchtknoten unterständig, bei Fam. 2 mit der Samenknospe verschmolzen, bei Fam. 1 eine centrale, axile, mehrsamige Placenta umschliessend; Samenknospen ohne Integument; Endosperm durch Theilung angelegt. — Blüthen zwitterig bei Fam. 1, diöcisch bei manchen in Fam. 2.

Familien: 1) Santalaceen,
2) Loranthaceen.

Ordnung 6. Plagiophyllen (Schiefblätter): Männliche und weibliche Blüthen; die männlichen haben ein aus decussirten Paaren corollinischer Blätter gebildetes Perigon und einen centralen Büschel von Staubblättern; die weiblichen einen unterständigen, dreikantigen, dreifächerigen, vielsamigen Fruchtknoten; Carpelle drei; das corollinische Perigon ist vier- bis neungliederig, wenn es fünfgliedrig ist, so entstehen seine Blätter in quincuncialer Folge (Payer). Embryo lang mit kleinen Cotyledonen, in der Axe des Endosperms.

Familie: Begoniaceen.

Ordnung 7. Hydrobryinen:

Familie: Podostemoneen
(vergl. Endlicher: Genera plant.).

Zweite Unterclasse: Sympetalae.

Blumenblätter am Grunde verwachsen, oft eine lange Röhre bildend. Bei vielen von Hofmeister untersuchten Familien dieser Abtheilung (Reihe I, Odg. 2 und 6, Reihe II, Odg. 3) entsteht das Endosperm durch Zelltheilung des Embryosackes, der oft eigenthümliche Auswüchse bildet.

Reihe I. Corolliflorae.

A. Mit oberständigem Fruchtknoten.

Ordnung 1. Tubifloren: Keine Nebenblätter; oft eine Gipfelblüthe, daher Anlage zur sympodialen Inflorescenz; Blüthen pentamer, selten zygomorph mit schiefer, nicht medianer Symmetrie; Staubblätter der Corolle eingefügt; Fruchtknoten aus zwei bis fünf Carpellen, wenigstens unterwärts mehrfächerig; Fächer meist mehrsamig; Griffel unten, oft ganz ungetheilt; Embryo innerhalb des selten fehlenden Endosperms.

Familien: 1) Convolvulaceen (incl. Cuscuteen[1]),
2) Polemoniaceen,
3) Hydrophylleen,
4) Asperifolien,
5) Solaneen.

Ordnung 2. Labiatifloren: Keine Nebenblätter; Blüthen am Laubspross nicht terminal, pentamer, meist zygomorph mit medianer Symmetrie, Unterlippe der Corolle dreilappig; das hintere Staubblatt meist fehlschlagend, die beiden seitlichen meist kürzer als die beiden vorderen, zuweilen auch ganz verkümmert; zwei mediane Carpelle mit ungetheiltem Griffel.

Familien: 1) Scrophularineen,[2]
2) Bignoniaceen,
3) Acanthaceen,
4) Gesneraceen (Orobanchen,[3] Ramondieen),
5) Selagineen (Globularieen),
6) Plantagineen,
7) Verbenaceen,
8) Labiaten.

Ordnung 3. Diandrae: Keine Nebenblätter; Blüthenkreise zwei- oder viergliedrig; zwei laterale Staubblätter der Corolle eingefügt; zwei mediane Carpelle; Fruchtknoten zweifächerig, Griffel ungetheilt.

Familien: 1) Oleaceen,
2) Jasmineen.

Ordnung 4. Contorten: Blätter meist decussirt, Blüthen pentamer, Corollentheile meist in rechtsgedrehter faltiger Knospenlage oder klappig; Staubblätter der Corolle eingefügt; zwei meist mediane Carpelle.

Familien: 1) Gentianeen,
2) Loganiaceen (incl. Strychnaceen),
3) Apocyneen,
4) Asclepiadeen.

B. Mit unterständigem Fruchtknoten.

Ordnung 5. Aggregaten: Blätter meist decussirt, bei Fam. 1 mit Nebenblättern, die den Blättern gleichen und scheinbar vielgliedrige Quirle bilden; Blüthen meist pentamer, oft mit abweichenden Zahlen, oft polygamisch, bei Fam. 2—4 meist zygomorph; Staubblätter frei oder der Blumenkrone eingefügt; Fruchtknoten ein-, zwei- oder mehrfächerig, Fächer

1) Cuscuteen sind chlorophyllfreie Schmarotzer.
2) Diese Familie enthält chlorophyllhaltige Wurzelschmarotzer.
3) Orobanchen sind chlorophyllfreie Schmarotzer auf Wurzeln.

meist einsamig; Embryo in einem oft grossen und knorpeligen Endosperm (Fam. 1) oder in einem fleischigen (Fam. 2 und 4) eingeschlossen oder ohne Endosperm.

Familien: 1) Rubiaceen,
2) Caprifoliaceen,
3) Valerianeen,
4) Dipsaceen.

Ordnung 6. Synandrae: Blätter meist spiralig gestellt, selten decussirt, meist ohne Nebenblätter: Blüthen nicht terminal, pentamer, regelmässig bei Fam. 1 und 2, sonst mit verschiedener Neigung zum Zygomorphismus; Staubblätter unter sich (Fam. 1 und 2) oder mit dem Griffel (Fam. 5) verwachsen; Antheren zuweilen bei Fam. 1 unter sich verschmolzen, bei Fam. 3 und 7 verklebt; Zahl der Carpelle sehr verschieden, bei Fam. 1 meist drei, seltener vier bis fünf; bei Fam. 7 und anderen nur zwei; Fruchtknoten fünf- bis einfächerig, die mehrfächerigen vielsamig, der einfächerige von Fam. 7 einsamig, mit axiler Placenta; Same ohne (Fam. 1 und 7) oder mit Endosperm.

Familien: 1) Cucurbitaceen,
2) Campanulaceen,
3) Lobeliaceen,
4) Goodeniaceen,
5) Stylidieen,
6) Calycereen,
7) Compositen.

Reihe II. Isocyclicae.

Ordnung 1. Primulinen: Blüthen pentamer, bei Fam. 1 zygomorph; Staubblätter der Corolle eingefügt und ihren Theilen superponirt, weil zwischen beiden ein Kreis fehlschlägt, der bei Samolus und manchen Lysimachien als innere Corolle auftritt; Fruchtknoten oberständig, pentamer aber einfächerig, mit axiler Placenta, bei Fam. 2 nur ein langgestielter Same. Endosperm spärlich (Fam. 2 und 3) oder fehlend (Fam. 1).

Familien: 1) Lentibularieen,
2) Plumbagineen,
3) Primulaceen,
4) Myrsineen.

Ordnung 2. Diospyrinen (Styracinen).

Familien: 1) Sapotaceen,
2) Ebenaceen (incl. Styraceen),
3) Epacrideen.

Ordnung 3. Bicornes: Keine Nebenblätter; Blüthenkreise bei Fam. 4 dreigliedrig, sonst schwankend vier- bis fünfgliedrig; meist doppelt so viel Staubblätter als Corollentheile, mit diesen einem unterständigen, selten oberständigen Ringe eingefügt; Pollenzellen meist in Tetraden; Fruchtknoten meist durch die vorspringenden, wandständigen Placenten mehrfächerig; Griffel ungetheilt; Embryo innerhalb des Endosperms, bei Fam. 1 rudimentär.

Familien: 1) Pyrolaceen[1]) (Hypopityaceen), incl. Monotropeen,
2) Rhodoraceen,
3) Ericaceen, incl. Vaccinieen,
4) Empetreen. (?)

Dritte Unterclasse: Eleuteropetalen.

Die Corollenblätter sind nicht verwachsen, sie fehlen häufig, auch der Kelch wird zuweilen vermisst.

1) Die Pyrolaceen sind chlorophyllhaltige, die Monotropeen chlorophyllfreie Humusbewohner.

Reihe I. Aphanocyclicae.[1]

Ordnung 1. Hydropeltidinen: Wasserpflanzen mit seitlichen, vereinzelten, meist sehr grossen Blüthen, deren Hüllblätter und Staubblätter in unbestimmter Zahl spiralig geordnet sind; Fruchtknoten bei Fam. 1 monomer, einer mächtigen, verkehrt kegelförmigen Anschwellung der Blüthenaxe eingesenkt, einsamig, bei Fam. 2 zwei bis mehr freie monomere im Quirl, bei Fam. 3 sind zahlreiche Carpelle zu einem vielfächerigen Fruchtknoten mit strahliger Narbe und zahlreichen, aus den Fachwänden entspringenden Samen verwachsen. Embryo klein, im spärlichen Endosperm, in einer Vertiefung des Perisperms liegend.

Familien: 1) Nelumbieen,
2) Cabombeen,
3) Nymphaeaceen.
(Vielleicht auch Ceratophyllen, vergl. p. 491.)

Ordnung 2. Polycarpen: Meist Landpflanzen, Blätter spiralig, meist ohne Nebenblätter; Blüthenorgane meist sämmtlich frei, oft in zwei-, drei-, fünfgliedrigen Quirlen (Fam. 1, 6, 7, 8), oft spiralig angeordnet und in unbestimmter Zahl, die Blattformationen oft metamorphosirt, der Kelch oft corollinisch, die Corolle nicht selten als Nectarium entwickelt. Staubblätter meist zahlreich, Carpelle ebenso und meist als freie, monomere, ein- bis vielsamige Früchte entwickelt. Embryo klein, Endosperm gross. Blüthen bei Fam. 1 zuweilen zygomorph.

Familien: 1) Ranunculaceen,
2) Dilleniaceen,
3) Schizandreen,
4) Annonaceen,
5) Magnoliaceen,
6) Menispermeen,
7) Berberideen,
8) Laurineen,
9) Myristiceen,
10) Calycantheen.

Ordnung 3. Cruciforen: Blätter meist spiralig gestellt, ohne Nebenblätter; Blüthenkreise zweigliedrig decussirt oder durch Dedoublement und Verzweigung mehrgliedrig, bei Fam. 5 in vier- bis siebengliedrigen Wirteln mit von hinten nach vorn beiderseits fortschreitender Entwickelung; Blüthen in Fam. 2 zygomorph mit lateraler Symmetrie, bei 5 mit medianer Symmetrie. Carpell selten einzeln, meist aber 2, 3 oder viele zu einem einfächerigen, mit wandständigen Placenten versehenen Fruchtknoten (Fam. 5) oder zu einem beinahe vielfächerigen, mit einwärts vorspringenden Wänden verwachsen, welche die Samen tragen (bei Fam. 1); oder es wird eine zweifächerige Schote (Fam. 2—4) gebildet. Samen mit (Fam. 1, 2) oder ohne Endosperm.

Familien: 1) Papaveraceen,
2) Fumariaceen,
3) Cruciferen,
4) Capparideen,
5) Resedaceen.

Reihe II. Eucyclicae.

Ordnung I. Parietalen: Blätter zuweilen mit Nebenblättern, spiral- oder quirlständig; Blüthenquirle meist pentamer mit meist drei Carpellen, die eine einfächerige Frucht bilden, an deren Wänden die wenig vorspringenden Placenten hinablaufen; Samen meist zahlreich, Embryo in der Axe des Endosperms (Fam. 4—9 weichen mehrfach ab).

Familien: 1) Droseraceen,
2) Violaceen,
3) Frankeniaceen,

1) Vergl. die Anmerkung am Ende der 3. Reihe.

4) Loasaceen,
5) Turneraceen,
6) Papayaceen,
7) Passifloreen,
8) Bixaceen,
9) Samydeen.

Ordnung 2. Guttiferen: Blätter decussirt oder spiralständig; Blumenblätter, oft auch die Kelchblätter in der Knospenlage gedreht, Staubblätter oft zahlreich oder wenige und vielfach verzweigt (Fam. 5); Frucht aus 2, 3, 5 Carpellen einfächerig oder mehrfächerig. Samen meist zahlreich und ohne Endosperm. Das Perianth bei Fam. 1 ganz oder theilweise rudimentär, auf Nectarien reducirt.

Familien: 1) Salicineen,
2) Tamariscineen,
3) Reaumuriaceen,
4) Cistineen,
5) Hypericineen,
6) Clusiaceen,
7) Marcgrafiaceen.

Ordnung 3. Lamprophyllen.

Familien: 1) Ternstroemiaceen,
2) Chlaenaceen,
3) Dipterocarpeen.

Ordnung 4. Hesperiden: Bäume und Sträucher; Blüthen meist pentamer, die Gliederzahl im Androeceum verdoppelt, verdreifacht oder die Staubblätter verzweigt (vielbrüderig Fam. 1); Frucht oberständig mehrfächerig.

Familien: 1) Aurantieen,
2) Meliaceen (incl. Cedrelaceen),
3) Humiriaceen,
4) Erythroxyleen.

Ordnung 5. Frangulinen: Holzpflanzen, mit spiralständigen oder decussirten Blättern; Blüthenquirle vier- bis fünf-, selbst vier- bis sechsgliedrig; Corolle selten fehlend; Fruchtknoten zwei- bis fünffächerig, ober- oder unterständig; Embryo gerade mit Endosperm. Frucht ober- oder unterständig, Fächer ein- oder mehrsamig.

Familien: 1) Rhamneen,
2) Viticeen,
3) Celastrineen (incl. Staphylaeaceen),
4) Aquifolieen,
5) Hippocrateaceen,
6) Pittosporeen.

Ordnung 6. Aesculinen: Blätter decussirt oder spiralig, zuweilen mit Nebenblättern; Blüthenkreise vier- bis fünfgliedrig, Staubblätter meist acht, Carpelle zwei bis fünf, meist zu einer mehrfächerigen Frucht verbunden; ein oder zwei Samen (selten mehr) in einem Fach, meist ohne Endosperm.

Familien: 1) Malpighiaceen (incl. Coriarieen),
2) Sapindaceen:
 1) Acerineen,
 2) Sapindeen,
 3) Hippocastaneen,
3) Tropaeoleen,
4) Polygaleen.

Ordnung 7. Terebinthinen: Meist ohne Nebenblätter; Blüthen zwitterig oder eingeschlechtig, meist regelmässig, Gliederzahl der Blüthenquirle sehr unbeständig, meist

zwei, selten mehr Staubblattkreise, die der Corolle superponirten oft fehlschlagend; Carpelle eines oder mehrere getrennte oder zu einer mehrfächerigen Frucht verwachsen; Frucht ober- oder unterständig, Fächer mit ein, zwei oder mehr Samenknospen.

Familien: 1) Myricaceen,
2) Juglandeen,
3) Terebinthaceen,
4) Rutaceen:
Ruteen,
Diosmeen,
Xanthoxyleen,
Simarubeen,
5) Ochnaceen,
6) Casuarineen (?).

Ordnung 8. Gruinales: Blätter spiralig oder decussirt, oft mit Nebenblättern; Blüthenkreise fünfgliedrig, meist zwei Staubblattwirtel und oft ein fehlschlagender Kreis zwischen Corolle und Androeceum; Carpelle fünf, eine fünffächerige, zuweilen scheinbar zehnfächerige Frucht bildend.

Familien: 1) Balsamineen,
2) Limnantheen,
3) Lineen,
4) Oxalideen,
5) Geraniaceen,
6) Zygophyllen (?).

Ordnung 9. Tricoccae: Blüthen immer eingeschlechtig, Blüthenhüllen oft ganz fehlend oder nur in einem Kreise ausgebildet; bei Fam. 1 mehrere männliche und eine weibliche Blüthe innerhalb einer gemeinsamen Hülle, jene aus je einem Staubblatt bestehend. Staubblätter bei Ricinus verzweigt; zwei oder drei Carpelle bilden eine zwei- oder dreifächerige Frucht, mit ein oder zwei Samen im Fach; über der Mikropyle ein deckelartiger Auswuchs. Griffel und Narben getrennt oder verwachsen, die Fruchtfächer bei der Reife von einer Mittelsäule sich ablösend, selten steinfruchtartig; Keim gerade in der Axe des öligen Endosperms.

Familien: 1) Euphorbiaceen,
2) Phyllanthaceen.

Ordnung 10. Columniferen. Blätter zweizeilig oder spiralständig mit freien Nebenblättern; Blüthenkreise fünfgliedrig, Kelch mit klappiger Corolle, meist mit gedrehter Knospenlage; Staubblätter verzweigt und verwachsen, oben zuweilen mit einem corollinischen Zipfel; Carpelle typisch fünf, durch frühzeitige Verzweigung oft einen vielfächerigen Fruchtknoten erzeugend; Cotyledonen des Embryos runzelig oder gefaltet, oft mehrlappig; Endosperm spärlich oder mit wenig Perisperm.

Familien: 1) Sterculiaceen,
2) Büttneriaceen,
3) Tiliaceen,
4) Malvaceen.

Reihe III. Centrospermae.

Ordnung 1. Polygoninen: Blätter spiralständig mit häutiger, den Stengel umschliessender oben in eine Ligula übergehender Scheide (Ochrea); Lamina in der Knospenlage seitlich zurückgerollt. Blüthen zwitterig oder polygamisch. Blüthenhülle und Androeceum aus je einem oder zwei drei- bis sechsgliedrigen Kreisen bestehend; Fruchtoberständig aus drei oder zwei, selten vier Carpellen bestehend und einfächerig, kantig; Same einzeln, central, aufrecht, mit mehligem Endosperm.

Familie: Polygoneen.

Ordnung 2. Caryophyllinen; meist krautige Pflanzen mit decussirten, selten spiralständigen Blättern und cymösen Inflorescenzen. Blüthen regelmässig, meist zwitterig, Gliederzahl der Blüthenquirle sehr variabel, zwischen drei und zehn; Kelche zuweilen corollinisch (Familie 1), Corolle oft ganz fehlschlagend; Staubblätter in einem oder zwei Kreisen, die nicht immer vollständig ausgebildet sind, zuweilen verzweigt (Fam. 4); Fruchtknoten aus zweibis fünf Carpellen, oft aber einfächerig, ober- zuweilen unterständig; Samenknospen gekrümmt, einzeln oder mehrere aus einer axilen Placenta, die sich zuweilen säulenartig erhebt; Embryo lang, gekrümmt, das Perisperm umgebend.

Familien: 1) Nyctagineen,
2) Chenopodiaceen,
3) Amaranthaceen,
4) Portulacaceen,
5) Phytolaccaceen,
6) Caryophylleen,
Paronychieen,
Sclerantheen,
Alsineen,
Sileneen.

Ordnung 3. Succulenten (Opuntinae)[1]. Pflanzen mit fleischigen, dicken Blättern, oder wenn diese sich nicht ausbilden, mit fleischigem, selbst kugeligem Stamm. Gliederzahl der Blüthenkreise sehr variabel, oft sehr gross; bei Familie 3 Kelch und Corolle spiralig geordnet ohne bestimmte Grenze zwischen beiden; Fruchtknoten unterständig oder oberständig, meist mehrfächerig, vielsamig mit noch unklarer Placentation; Samenknospen oft langgestielt.

Familien: 1) Mesembryanthemeen,
2) Tetragonieen,
3) Cacteen.

Reihe IV. Micranthae.
(Calyciflorae discophorae).

Ordnung 1. Piperiten. Stamm gegliedert, Blätter meist verticillirt, seltener alternirend, ungetheilt, mit oder ohne Stipulae; Blüthen zwitterig oder dicklinisch, sehr klein, in Aehren, von Bracteen geschützt, aber ohne Blüthenhülle, sehr einfach gebaut; männliche Blüthen aus einigen Staubblättern, weibliche aus einem oder zwei bis vier verwachsenen Fruchtknoten bestehend. Frucht ein- oder mehrsamig; Embryo sammt dem Endosperm in einer Lücke des Perisperms liegend.

Familien: 1) Piperaceen,
2) Saurureen,
3) Chloranthaceen.

Ordnung 2. Urticinen. Meist mit Nebenblättern; Blüthen oft diclinisch, mit einem kelchartigen, zuweilen fehlenden Hüllkreise, Gliederzahl der Wirtel sehr variabel; Staubblätter diesem superponirt, in der Knospe meist einwärts gebogen; Frucht meist monomer, einsamig, seltener zweifächerig, Fächer mit einer, selten zwei Samenknospen. Samen mit oder ohne Endosperm. Blüthen klein in gedrängten Inflorescenzen.

Familien: 1) Urticaceen,
Urticeen,
Moreen,
Artocarpeen,
2) Plataneen,

1) Diese Ordnung wäre vielleicht den Hydropeltidinae voranzustellen und vielleicht könnte die ganze Reihe der Centrospermae als Anfang der Reihe Aphanocyclicae gelten.

3) Cannabineen,

4) Ulmaceen (incl. Celtideen).

Ordnung 3. Julifloren (Amentaceen). Holzpflanzen mit abfallenden Nebenblättern; Blüthen oft diclinisch, meist unscheinbar, die männlichen in sogen. Kätzchen, die weiblichen einzeln oder zu mehreren, bei Familie 2 mit einer Cupula umgeben; Kelch fast immer oberständig, Corolle fehlend; Fruchtknoten ein oder mehrfächerig, Frucht aber einsamig; Same ohne Endosperm.

Familien: 1) Betulaceen,
2) Cupuliferen,
3) Bucklandieen (Balsamifluae),
4) Hamamelidae (?).

Ordnung 4. Saxifraginen. Blüthenkreise von meist unbeständiger Gliederzahl, Kelch und Corolle vorhanden, diese meist ansehnlich. Früchte monomer frei, oder verwachsen mehrfächerig, meist vielsamig, oft halb oder ganz unterständig; Samen endospermhaltig.

Familien: 1) Elatineen,
2) Crassulaceen,
3) Fouquieraceen,
4) Francoaceen,
5) Saxifrageen,
6) Cunonieen,
7) Philadelpheen (?),
8) Grossularieen,
9) Rhizophoreen (?),
10) Brexiaceen (?).

Ordnung 5. Umbellifloren. Keine Nebenblätter, Blätter breit, oft mit einer Scheide inserirt, gestielt und meist stark verzweigt. Blüthen klein in meist reichblüthigen Dolden, zwitterig. Blüthenkreise viergliederig (Familie 1), oder fünfgliederig (Familie 2, 3), Carpelle zwei mediane bei Familie 1 und 2, zwei bis zehn bei Familie 3, Frucht unterständig mit entsprechender Fächerzahl, Fächer einsamig. Embryo klein, gerade, viel Endosperm.

Familien: 1) Cornaceen,
2) Umbelliferen,
3) Araliaceen,
4) Gunneraceen (?).

Reihe V. Perigynae.
(Calyciflorae calycosae).

Ordnung 1. Thymelaeinen. Ohne Nebenblätter; Blüthenkreise zwei- oder viergliederig; Kelch oft corollinisch, am Grunde röhrig; die Corolle fehlt gewöhnlich; Staubblätter den Kelchtheilen superponirt und ihnen eingefügt, öfter ist noch ein zweiter mit ihnen alternirender Kreis vorhanden; Fruchtknoten oberständig, einfächerig, meist einsamig.

Familien: 1) Thymeleen,
2) Elaeagneen,
3) Proteaceen.

Ordnung 2. Myrtifloren. Blätter decussirt oder spiralständig; Blüthen perigynisch oder mit wirklich unterständigem Fruchtknoten; Blüthenkreise viergliederig (Familie 1) oder fünfgliederig; Staubblätter in einem oder in zwei Kreisen, bei Familie 4, oft deutlich verzweigt. Fruchtknoten mehrfächerig, Fächer vielsamig, Placenten in den axilen Winkeln der Fächer; Blüthen in Familie 2 Zygomorph.

Familien: 1) Oenothereen,
2) Combretaceen,
3) Melastomaceen,

4) Myrtaceen,
5) Lythrarieen.

Ordnung 3. Rosifloren. Blätter selten decussirt, mit Nebenblättern; meist mit Gipfelblüthe, oft mit sympodialen Inflorescenzen; Kelch, Corolle und Staubblätter auf einer perigynischen, oft napfartig erhobenen, oder selbst den Carpellen äusserlich angewachsenen Erhebung der Blüthenaxe; der das Gynaeceum tragende Axentheil oft auch erhoben. Blüthenkreise meist fünfgliederig, seltener drei- oder viergliederig; Zahl der Staubblätter zuweilen vermindert oder in mehreren gliederreicheren Kreisen vorhanden; Carpelle selten eines, oft fünf, häufig zahlreich, meist monomere einsamige Früchte bildend. Kein Endosperm.

Familien: 1) Calycantheen (?),
2) Monimiaceen,
3) Pomaceen,
4) Rosaceen,
5) Sanguisorbeen,
6) Dryadeen,
7) Neuradeen,
8) Spiraeaceen,
9) Amygdaleen,
10) Chrysobalaneen.

Ordnung 4. Leguminosen. Blätter oft einfach oder doppelt gefiedert oder dreizählig, selten einfach; mit Nebenblättern; keine Gipfelblüthe am Laubspross; Blüthen meist entschieden zygomorph mit medianer Symmetrie; Blüthenkreise typisch fünfgliederig, Staubblätter meist zehn, seltener zahlreich, unten oft verwachsen; nur ein Carpell; Frucht eine einfächerige, ein- bis vielsamige, zuweilen durch falsche Quer- oder Längswände getheilte Hülse (Legumen); Samen bei Familie 3 mit, bei Familie 4 ohne Endosperm.

Familien: 1) Mimoseen,
2) Swartzieen,
3) Caesalpinieen (Cassiaceen),
4) Papilionaceen.

Drittes Buch.

Physiologie.

Erstes Kapitel.

Die Molecularkräfte in der Pflanze.

§ 1. Aggregatzustand organisirter Gebilde[1]). Die Zellhäute, Stärkekörner und protoplasmatischen Gebilde bestehen in ihrem natürlichen Zustande an jedem mikroskopisch sichtbaren Puncte aus einem Gemenge von fester Substanz und Wasser. Je nachdem diese organisirten Gebilde sich in einer wasserentziehenden Umgebung oder im Contact mit wässerigen Lösungen von bestimmter chemischer Beschaffenheit und Temperatur befinden, kann ihnen ein Theil ihres Wassergehaltes entzogen werden oder sie nehmen neue Wassermengen in sich auf. Mit dem wechselnden Wassergehalt ändert sich das Volumen: Wasserverlust bewirkt Verkleinerung (Zusammenziehung), Wasseraufnahme eine entsprechende Vergrösserung (Quellung). Da bei der Wasseraufnahme eine beträchtliche Wärmemenge frei wird (lufttrockene Stärke erwärmt sich mit Wasser von gleicher Temperatur um 2 bis 3° C.), so darf man annehmen, dass das eindringende Wasser sich verdichtet[2]). — Innerhalb gewisser Grenzen können diese Schwankungen des Wassergehalts stattfinden, ohne dass eine dauernde Veränderung der Molecularstructur bewirkt wird; sinkt aber der Wassergehalt unter ein gewisses Minimum oder übersteigt er unter Mitwirkung höherer Temperatur und chemischer Einflüsse ein gewisses Maximum, so treten bleibende, nicht mehr zu reparirende Veränderungen der inneren Structur ein, die innere Organisation des Körpers wird theilweise oder ganz zerstört.

Diese Thatsachen im Zusammenhang mit vielen anderen Erscheinungen, führen zu der Annahme, dass die organisirten Körper aus kleinen, auch bei stärksten Vergrösserungen nicht unterscheidbaren, festen relativ unveränderlichen und isolirten Theilchen, Molekülen, bestehen, zwischen welche das Wasser eindringt; jedes Molekül eines durchtränkten (imbibirten) organisirten Körpers ist dann mit

1) Vergl. Sachs: Handbuch der Experimental-Physiologie p 398 ff. — Nägeli und Schwendener: »Das Mikroskop« II. p. 402 ff. — Man vergl. auch im vorliegenden Buche p. 30 u. p. 32 ff.

2) Jungk in Pogg. Ann. 1865. Bd. 125. p. 292 ff.

Wasserschichten umgeben, durch welche die Moleküle von einander vollständig und allseitig getrennt sind. Die Moleküle können verschieden gross gedacht werden und es leuchtet a priori ein, dass bei gleicher Dicke ihrer Wasserhüllen grössere Moleküle eine dichtere, kleinere eine minder dichte Substanz darstellen werden und man darf daher umgekehrt schliessen, dass die verschieden dichten Schichten und Lamellen organisirter Körper (zumal der Stärke und der Zellhaut) von verschieden grossen Molekülen zusammengesetzt sind und der Unterschied des Wassergehaltes in solchen Fällen führt sodann zu der Annahme, dass die dichteste Substanz aus Molekülen besteht, die mehrere tausend mal grösser sind, als die der wasserreichsten (Nägeli); bei zunehmender Grösse der Moleküle wird übrigens die Dichtigkeit der ganzen Substanz noch durch die grössere Annäherung derselben unter sich gesteigert, so dass grössere Moleküle durch dünnere Wasserschichten von einander getrennt sind. — Die Volumenveränderungen der organisirten Körper unter dem Einfluss der Wasserentziehung und Quellung beruht nun nach dieser Vorstellungsweise darauf, dass bei der Quellung die Moleküle von dem zwischen sie eindringenden Wasser weiter auseinander gedrängt werden; wogegen sie bei der Wasserentziehung (Austrocknung) in dem Maasse zusammenrücken, wie das Wasser aus den Zwischenräumen sich entfernt.

Die Kräfte, welche im Inneren eines organisirten Körpers sich in Bezug auf diese Vorgänge geltend machen, sind nun zunächst von dreierlei Art: 1) die Cohaesion innerhalb jedes einzelnen (für Wasser undurchdringlichen) Moleküls, welches selbst wieder aus kleineren Molekülen und Atomen besteht; 2) die Anziehung der benachbarten Moleküle unter einander, vermöge deren sie sich gegenseitig zu nähern suchen; und 3) die Anziehung der Moleküloberfläche zu dem imbibirten Wasser, wodurch dem Annäherungsstreben der benachbarten Moleküle entgegengewirkt wird.

Bei den Stärkekörnern, Zellhäuten und z. Th. den Krystalloiden wird das imbibirte Wasser nicht nach allen Richtungen hin gleichartig eingelagert, vielmehr werden die Moleküle nach bestimmten Richtungen hin stärker auseinander gedrängt, wie man aus der Formveränderung des Ganzen, aus der Bildung von Rissen u. s. w. deutlich erkennt. Einer der auffallendsten Effecte der dadurch im Innern hervorgerufenen Spannungen ist die Thatsache, dass bei der Quellung einzelne Dimensionen sich verkleinern können, so z. B. verkürzen sich die Schichten der Bastfasern sehr bedeutend, wenn sie unter dem Einfluss von schwefelsaurem Wasser aufquellen, indem die Windungen der Spiralstreifung niedriger und umfangreicher werden; die quellenden Krystalloide verändern ihre Winkel um viele Grade. Diese Erscheinungen sind nur erklärlich, wenn man annimmt, dass die Molekularkräfte im Inneren der organisirten Substanzen nach verschiedenen Richtungen hin verschiedene Intensitäten haben und dieses wieder ist nur dann begreiflich, wenn man die Form der Moleküle als nicht kugelig annimmt. Eine tiefere Einsicht in diese Verhältnisse gawannen Nägeli und Schwendener durch eine sehr ausführliche Betrachtung der Erscheinungen, welche das polarisirte Licht in den Zellhäuten, Stärkekörnern und Krystalloiden hervorruft [1]. Sie schliessen daraus auf eine krystallinische Structur der einzelnen Moleküle;

1) Zu ganz anderen Folgerungen, denen ich nicht beitrete, kommt Hofmeister: Handb. der phys. Bot. I. p. 348.

diese sind doppelbrechend und zwar optisch zweiaxig und wenigstens der Mehrzahl nach so orientirt, dass die eine Axe der Aetherdichtigkeit innerhalb des einzelnen Moleküls der Stärkekörner und Zellhäute radial, die beiden anderen Aetherdichtigkeitsaxen aber tangential gestellt sind; bei den Krystalloiden liegen die Krystallmoleküle wahrscheinlich ähnlich, wie in einem echten Krystall, aber auch hier getrennt durch isotrope Wasserschichten.

Das Verhalten der Chlorophyllkörper und des farblosen Protoplasma's sowohl gegen polarisirtes Licht, wie bei der Quellung und Wasserentziehung ist noch wenig bekannt und eine bestimmtere Vorstellung von der Form ihrer Moleküle daher noch nicht möglich (Vergl. jedoch Sachs, Handb. p. 443 ff.).

Ihrer chemischen Natur nach sind die festen, durch Wasserhüllen getrennten Moleküle eines und desselben organisirten Körpers immer verschieden, so zwar, dass chemisch verschiedene Moleküle an jedem sichtbaren Punct neben und zwischen einander liegen, getrennt durch die Schichten des Imbibitionswassers. Bei den Stärkekörnern, Zellhäuten und Krystalloiden schliesst man diess aus dem Umstande, dass bei Anwendung gewisser Lösungsmittel bestimmte Stoffe ausgezogen werden, während andere Stoffe in Form eines sogenannten Skeletes zurückbleiben; das letztere ist natürlich minder dicht und es zeigt sich, dass die Extraction an allen sichtbaren Stellen stattgefunden hat, ohne dass die äussere Form und innere Structur wesentliche Aenderungen erlitten hätte; so bleibt z. B. ein Zellstoffskelet zurück, wenn man aus Holzzellen den Holzstoff mit Salpetersäure und chlorsaurem Kali extrahirt, oder es bleibt ein Kieselskelet mit den optischen Eigenschaften der Zellhaut zurück, wenn man die organische Substanz derselben verbrennt; ebenso hinterlässt das Stärkekorn ein sehr substanzarmes Skelet, wenn die Granulose durch Speichel oder durch andere Mittel extrahirt wird; auch aus den Krystalloiden lässt sich durch Auflösung eines Theils ihrer Substanz, besonders auch des in ihnen enthaltenen Farbstoffs ein substanzarmes Skelet im angegebenen Sinne darstellen. Die Eigenschaften dieser Skelete zeigen, dass die zurückbleibenden, nicht gelösten Moleküle noch im Wesentlichen dieselbe Lagerung und dieselben Kräfte besitzen, wie früher; es ist daher wahrscheinlich, dass die extrahirte Substanz vorher zwischen diesen Molekülen lag, nicht aber in diesen selbst enthalten war. Mehr oder minder wahrscheinlich ist diese Ansicht auch für die Chlorophyllkörper und das Protoplasma; bei jenen bleibt die protoplasmatische Grundsubstanz als (sehr substanzreiches) Skelet zurück, wenn durch Aether, Alkohol, fettes Oel u. s. w. der grüne Farbstoff extrahirt wird; im Protoplasma sind unzweifelhaft sehr verschiedene Substanzen gemengt und wenn eine nackte Primordialzelle eine Zellhaut ausscheidet, so kann man annehmen, dass die zellhautbildenden Moleküle vorher zwischen denen des Protoplasmas lagen und nur ihren Ort geändert haben, als sie zur Bildung der Zellhaut ausgeschieden wurden; das zurückbleibende Protoplasma behält seine früheren Eigenschaften im Wesentlichen bei; ähnlich ist es, wenn im Protoplasma Stärkekörner oder Chlorophyllkörner entstehen. Im Protoplasma ist offenbar eine Grundsubstanz vorhanden, welche die wesentlichen Eigenschaften des Protoplasmas immer beibehält, zwischen deren Moleküle aber verschiedene andere Stoffe eindringen um später wieder auszutreten, was besonders bei der Bildung der Zygosporen und Schwärmsporen sich geltend macht.

Die Ernährung und das Wachsthum der organisirten Gebilde findet, wie

schon im ersten Buch gezeigt wurde, durch Intussusception statt, die ernährende Lösung dringt zwischen die bereits vorhandenen Moleküle ein und bewirkt dort entweder eine Vergrösserung der einzelnen Moleküle (durch Apposition) oder es werden in den wassererfüllten Räumen neue kleine Moleküle erzeugt, die sich dann durch Niederschlag an ihrer Oberfläche vergrössern oder es findet an verschiedenen Stellen im Inneren beides statt; die Umfangszunahme des ganzen Körpers (Zellhaut, Stärkekorn u. s. w.) wird also dadurch bewirkt, dass die Moleküle von innen her auseinander gedrängt werden. Mit dem Wachsthum des vorhandenen und der Bildung neuer Moleküle hängt eine beständige Störung des endosmotischen Gleichgewichts zwischen der inneren und umspülenden Flüssigkeit (Zellsaft im weitesten Sinne p. 61) zusammen, die dahin wirkt, immer neue gelöste Partikeln aus der Umgebung in das Innere des wachsenden Körpers einzuführen.

Mit diesen Vorgängen des Wachsthums sind auch immer chemische Processe im Inneren des wachsenden Gebildes verbunden; die ernährende, von aussen eindringende Flüssigkeit enthält zwar das Material zur Bildung der Moleküle von bestimmter chemischer Natur, aber dieses Material ist chemisch verschieden von den Molekülen die es ernährt: so ernähren sich die Stärkekörner aus einer Flüssigkeit, die offenbar keine gelöste Stärke enthält, ebenso wächst die Zellhaut durch Aufnahme von Stoffen aus dem Protoplasma, die nicht gelöster Zellstoff sind; der Chlorophyllfarbstoff entsteht im Inneren des Chlorophyllkörpers und die Stoffe aus denen das Protoplasma sich durch Intussusception ernährt, werden offenbar erst im Inneren des Protoplasma zubereitet, wie besonders die nackten Plasmodien und die einzelligen Algen und Pilze zeigen. — Das Wachsthum durch Intussusception ist also nicht nur mit einer beständigen Störung des molecularen Gleichgewichts, sondern auch mit chemischen Processen im Inneren des wachsenden Gebildes verbunden. Zwischen den Molekülen des organisirten Körpers treffen chemische Verbindungen der verschiedensten Art zusammen und wirken zersetzend auf einander ein. Es ist gewiss, dass alles Wachsthum nur so lange stattfindet, als die wachsenden Zellentheile von atmosphärischer Luft durchtränkt sind, der Sauerstoff der Letzteren wirkt oxydirend auf die Verbindungen innerhalb der organisirten Gebilde ein, es wird bei jedem Wachsthum Kohlensäure gebildet und ausgeschieden; auch hierdurch wird das Gleichgewicht der chemischen Kräfte beständig gestört, es wird nothwendig Wärme erzeugt, aber auch elektrische Wirkungen mögen sich dabei geltend machen. Die Bewegungen der Atome und Moleküle innerhalb eines wachsenden organisirten Körpers repräsentiren eine bestimmte Arbeitsgrösse, zu welcher die Kräfte durch chemische Veränderungen frei gemacht werden. Gerade darin liegt nun das Wesen der Organisation und des Lebens, dass die organisirten Gebilde einer beständigen inneren Veränderung fähig sind, dass, solange sie sich mit Wasser und sauerstoffhaltiger Luft in Berührung befinden, in ihrem Inneren selbst nur ein Theil der Kräfte in's Gleichgewicht kommt und so die Form des Ganzen, das Gerüste bildet, während zwischen den Molekülen und in diesen selbst durch chemische Veränderungen immer wieder Kräfte frei werden, welche weitere Veränderungen bewirken. Es beruht diess wesentlich auf dem eigenthümlichen Molecularbau, der es erlaubt, dass an jedem Puncte des Inneren gelöste und gasförmige (absorbirte) Stoffe von aussen her eindringen und wieder nach aussen geschafft werden können.

Ihren höchsten Grad erreicht diese innere Veränderlichkeit bei den Chlorophyllkörpern und dem Protoplasma. In den ersteren finden unter dem Einflusse des Lichts chemische Processe, wie die Bildung des grünen Farbstoffs und der Stärke, mit grosser Energie und Ausgiebigkeit statt und bei Abwesenheit des Lichts treten sofort andere chemische Vorgänge auf, die erst mit der völligen Zerstörung des ganzen Chlorophyllkörpers endigen. — Die wunderbaren Eigenschaften des Protoplasmas, die wir schon in der Zellenlehre von verschiedenen Seiten kennen lernten, gipfeln in seiner spontanen, autonomen Beweglichkeit, in der Fähigkeit, verschiedene Formen anzunehmen, seine Umrisse und seine inneren Zustände zu verändern, also auch innere Kräfte zur Wirkung zu bringen, ohne dass entsprechende Anstösse von aussen her beobachtet werden. Eine in's Einzelne gehende Erklärung dieser merkwürdigen Thatsache ist gegenwärtig unmöglich; sie wird aber wenigstens im Allgemeinsten einigermaassen begreiflich, wenn man überlegt, dass im Protoplasma sowohl die molecularen wie die chemischen Kräfte niemals in's Gleichgewicht kommen, dass in ihm die verschiedensten Elementarstoffe in den verschiedensten Verbindungen vorhanden sind, dass durch die chemischen Wirkungen des Sauerstoffs der Luft beständig erneute Anstösse zur Störung des inneren Gleichgewichts gegeben werden, dass beständig auf Kosten der Protoplasmasubstanz selbst Kräfte frei gemacht werden, welche in dem complicirten Bau zu den verwickeltsten Wirkungen hinführen müssen; jeder Eingriff von aussen, auch wenn er unmerkbar ist, wird ein verwickeltes Spiel von inneren Bewegungen hervorrufen, von denen wir nur den letzten Effect allein als äussere Formveränderungen wahrnehmen.

Die Zerstörung der Molecularstructur organisirter Gebilde kann in sehr verschiedener Weise stattfinden und gewährt noch weitere Einsicht in manche physiologische Verhältnisse. Es sind vorzugsweise verschiedene Temperaturgrade, chemische Reagentien und energisch Wasser anziehende Mittel, durch welche der Molecularzustand dauernd verändert wird; diese Einflüsse wirken aber im Allgemeinen erst dann zerstörend, wenn sie einen bestimmten Grad der Intensität überschreiten, und nicht selten bewirken verschiedene Temperaturgrade und verschiedene Concentrationen der Reagentien nicht nur dem Grade, sondern auch der Art nach verschiedene Erscheinungen an den organisirten Gebilden. — Der Effect der meisten Einwirkungen hängt übrigens in hervorragender Weise von der chemischen Natur des Stoffes ab, der vorzugsweise das Baumaterial eines organisirten Gebildes darstellt, und in mehr untergeordnetem Grade von der Molecularstructur; daher unterscheiden sich Zellhaut[1]) und Stärke einerseits von den Krystalloiden, Chlorophyllkörnern und dem Protoplasma andererseits, insofern jene vorwiegend aus in Wasser unlöslichen Kohlehydraten, diese vorwiegend aus eiweissartigen Stoffen aufgebaut sind.

Von dem reichen und noch lange nicht erschöpften Beobachtungsmaterial sollen hier indessen nur einige der auffallenderen Erscheinungen angeführt werden.

a) Die Temperatur bewirkt im Allgemeinen erst dann eine auffallende und dauernde Veränderung (Zerstörung) der Organisation, wenn sie über 50° C., zuweilen selbst erst dann, wenn sie über 60° C. steigt und der betreffende Körper von Wasser reichlich durchdrungen ist; lufttrockene organisirte Körper ertragen gewöhnlich viel höhere Temperaturen ohne Schaden. So verwandelt sich z. B. die dichte, wasserarme Substanz eines durchtränkten Stärkekorns erst bei 65° C., die wasserreichere aber schon bei 55° C. in Stärkekleister (Nägeli), wobei die Aufnahmsfähigkeit für Wasser und dem entsprechend das Volumen sich

1) Die Zellhaut nehme ich hier und im Folgenden als nicht cuticularisirt, nicht verholzt und nicht verschleimt an.

enorm steigert; nach Payen ist die Volumenzunahme der Stärke in Wasser von 60° C. = 142 Proc., bei 70—72° C. = 1255 Proc.; während die unveränderte Stärke nach Nägeli nur 40—70 Proc. Wasser enthält; lufttrockene Stärke muss bis fast 200° C. erhitzt werden, bevor eine wesentliche Steigerung ihrer Quellbarkeit eintritt; dabei wird sie aber chemisch verändert, in Dextrin verwandelt. Für die Zellhaut sind die entsprechenden Temperaturwirkungen noch nicht näher bekannt, aber jedenfalls abweichend von den eben genannten. — Aehnlich wie die Eiweissstoffe werden auch die aus ihnen vorzugsweise bestehenden Protoplasmagebilde im durchtränkten Zustande schon zwischen 50° und 60° C. zur Gerinnung gebracht, während sie lufttrocken weit höhere Temperaturen ohne Zerstörung ihrer Molecularstructur ertragen [1]). — Nicht zu übersehen ist der auffallende Unterschied in der Wirkung der Temperatur auf durchtränkte Stärke einerseits und auf durchtränkte Protoplasmakörper andererseits; bei jener wird die Quellungsfähigkeit enorm gesteigert, sie wird dabei gelockert und chemischen Einwirkungen leichter zugänglich, während die Gerinnung der letzteren ihre Quellungsfähigkeit beeinträchtigt, die Verschiebbarkeit der Molecüle vermindert und sie gegen chemische Einwirkungen resistenter macht. Diese Verschiedenheit tritt auch dann hervor, wenn die Veränderung der Molecularstructur durch Säuren bewirkt wird, und in diesem Falle verhält sich die normale Zellhaut der Stärke ähnlich.

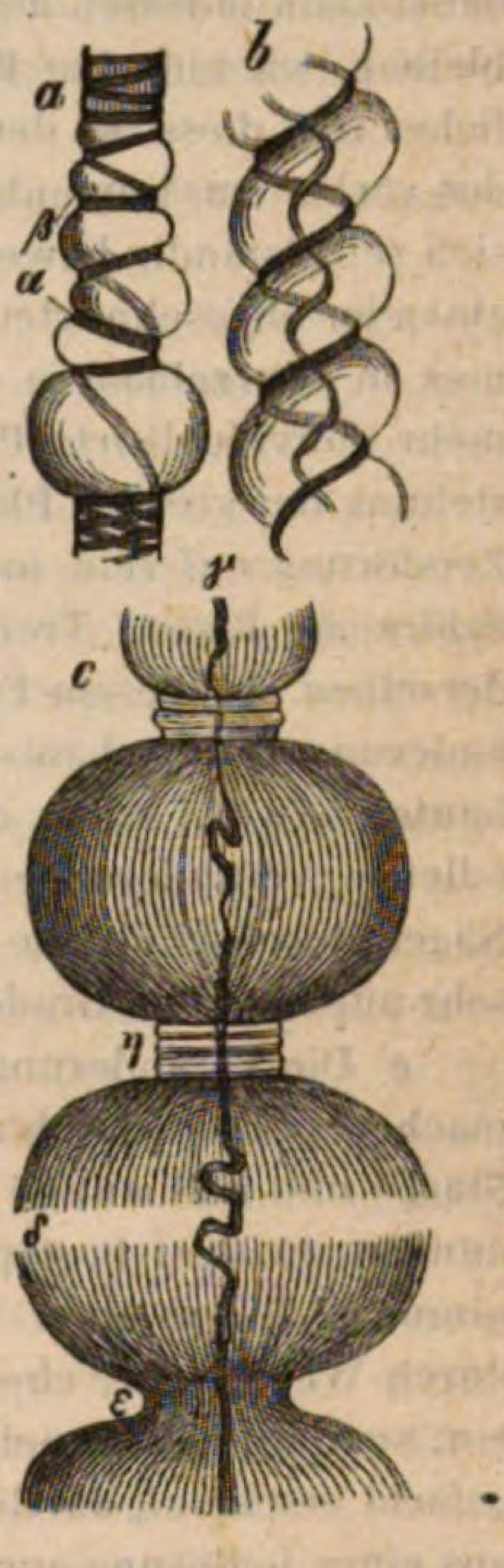


Fig. 341. Bastzellen aus dem Blatt von Hoja carnosa (vergl. p. 30, Fig. 32), bei *a* und *b* nach beginnender Einwirkung von Iod und verdünnter Schwefelsäure, bei *c* weiter fortgeschrittene Quellung in verdünnter Schwefelsäure. — In *a* ist *α* und *β* die dunkelblau gefärbte äusserste, nicht quellungsfähige Hautschicht, welche hier etwas unregelmässig, in *b* aber sehr regelmässig in ein schraubiges Band zerreisst, während die inneren quellenden Hautschichten dazwischen hervorquellen, sie sind (durch Iod) hellblau gefärbt. — Bei *c* ist *γ* der Hohlraum der Bastfaser, bei *ε* und *η* Einschnürungen an den Stellen, wo die äussere Hautschicht besonders fest ist, bei *δ* beginnt die stark gequollene Substanz sich aufzulösen. (800).

b) Säuren (zumal Schwefelsäure) mit Wasser sehr verdünnt, bewirken an Stärkekörnern und Zellhäuten bei gewöhnlicher Temperatur eine stärkere Quellung als reines Wasser, ohne indessen die Organisation zu zerstören; nach Auswaschung der Säure kehrt der frühere Zustand zurück; bei höherer Concentration der Säure dagegen tritt eine heftige Quellung bei Stärkekörnern und Zellstoffhäuten ein; sie werden in einen kleisterähnlichen Zustand übergeführt; die protoplasmatischen Gebilde dagegen gerinnen, ähnlich wie unter dem Einflusse der höheren Temperatur. Concentrirte Schwefelsäure endlich zerstört den Molecularbau vollständig unter mehr oder minder weit gehender, chemischer Veränderung der Substanz bei diesen wie jenen; sie werden verflüssigt.

c) Kalilösung verhält sich bei den Stärkekörnern bezüglich der Quellungserscheinungen ähnlich wie Schwefelsäure; ihre Wirkung auf Protoplasmagebilde ist dagegen sehr verschieden von der der Säure; bei geringer Concentration der Kalilösung quellen sie in dieser stark auf oder sie verflüssigen sich, besonders das Protoplasma und der Kern sehr junger Zellen (in alten Zellen sind sie oft sehr resistent); in hochconcentrirter Kalilösung aber behalten die Protoplasmagebilde oft ihre Form und scheinbar ihre Structur, sie erstarren nicht, noch zerfliessen sie; die trotzdem stattfindende gründliche Zerstörung ihrer Molecularstructur tritt aber darin hervor, dass sie auf nun folgenden reichlichen Wasserzusatz sofort zerfliessen.

1) Vergl. Handbuch der Exp. Phys. p. 63 ff.

d) Mechanische Eingriffe, wie Druck, Stoss, Zerrungen von geringer Intensität werden von den organisirten Gebilden ohne Beschädigung ertragen; sie sind entweder hinreichend elastisch, wie die Stärkekörner und Zellhäute, um die so bewirkte Veränderung ihrer äusseren Form und inneren Spannungen wieder auszugleichen, oder sie sind unelastisch, wie das Protoplasma und die Chlorophyllkörper, und können dann passive, geringe Formveränderungen auf andere Art ausgleichen. Starker Druck, Stoss, Zerrung aber bewirkt Zerreissungen, d. h. Trennungen der Molecüle, die nicht wieder auszugleichen sind; dabei kann indessen der Molecularbau der einzelnen getrennten Stücke vollkommen erhalten bleiben, wie einzelne Bruchstücke von Stärkekörnern und Zellhäuten zeigen; noch deutlicher tritt diess bei dem beweglichen Protoplasma hervor, wo einzelne abgetrennte Stücke des vorher zusammenhängenden Körpers sich wie eben so viele Individuen verhalten und sich selbstständig bewegen können; so z. B. abgetrennte Stücke von Plasmodien, die von einander abgeschnürten Hälften des durch Zuckerlösung contrahirten rotirenden Protoplasmas in Wurzelhaaren von Hydrocharis u. dgl. Dem entsprechend können sich zwei oder mehr individualisirte Protoplasmakörper zu einem Ganzen vereinigen, wie bei der Entstehung der grossen Plasmodien, der Zygosporen, der Befruchtung der Oogonien. — Völlige Zerstörung auf rein mechanischem Wege wird erst durch Zerreiben bewirkt, d. h. durch zahlreiche Risse, Trennungen der Molecüle und willkürliche oder zufällige Vermengung derselben. In diesem Falle pflegt bei den Protoplasmagebilden alsbald eine chemische Veränderung der mechanischen Zerstörung des Molecularbaues zu folgen. Bei manchen Zellhäuten bewirkt schon die blosse Unterbrechung der Continuität durch einen Schnitt auffallende Veränderungen der benachbarten und entfernteren Theile; so ziehen sich nach Nägeli durchschnittene Zellhäute von Schizomeris zusammen und verdicken sich dabei in sehr auffallendem Grade.

e) Die Veränderungen der organisirten Zellentheile durch schädliche Einflüsse (Tödtung machen sich oft durch auffallende Veränderungen ihrer Diffusionseigenschaften geltend. Für Stärke und Zellhaut ist darüber noch wenig bekannt, desto merkwürdiger sind die Erscheinungen an dem Protoplasma (sammt dem Zellkern). Das normale lebende Protoplasma nimmt z. B. aus einer umspülenden Lösung keine Farbstoffe in sich auf, sobald es aber durch Wärme oder chemische Einflüsse getödtet ist, dringt der gelöste Farbestoff nicht blos ein, sondern er sammelt sich hier an, und zwar so, dass das getödtete Protoplasma viel tiefer gefärbt erscheint, als die umgebende Farbstofflösung. Stärke und Zellhaut dagegen nehmen aus einer Iodlösung auch im frischen unveränderten Zustande verhältnissmässig weit mehr Iod als Lösungsmittel in sich auf und färben sich viel tiefer als die umgebende Lösung (auch ist die Färbung eine andere, meist blau, während die umgebende Lösung gelbbraun ist). — Das auf irgend eine Weise, durch Frost, Hitze, chemische Mittel getödtete Protoplasma, welches die Zellen auskleidet, wird permeabler (ob auch zugleich die Zellhaut, ist unbekannt); es lässt den Zellsaft, der in lebenden und wachsenden Zellen immer unter hohem Drucke steht, ausfiltriren, als ob es poröser geworden wäre; es ist diess besonders deutlich daran zu erkennen, wenn erfrorene oder über 50° C. erhitzte farbstoffhaltige Zellen oder Gewebe in Wasser liegend ihren farbigen Saft ausfliessen lassen, während lebende diess nicht thun.

f) Die wahre Natur der Veränderung, welche die Molecularstructur organisirter Gebilde durch Erwärmung im feuchten Zustand über 50—60° C., sowie durch starkes Aufquellen in Säuren und Alkalien erfährt, findet Nägeli in einer Zertrümmerung der krystallinischen Moleküle. Bei Stärkekörnern und Zellhäuten sprechen für diese Ansicht einige Thatsachen, die bisher auf andere Weise nicht zu erklären sind. Die Steigerung der Wasseraufnahme unter den genannten Umständen wird hiernach insofern begreiflich, als durch die Zertrümmerung der Moleküle die Zahl der wasseranziehenden Partikeln vergrössert, die Grösse derselben verringert wird, was nothwendig mit einer Steigerung des Wassergehalts und entsprechender Volumenzunahme verbunden ist (p. 501); besonders ist hier die Thatsache zu erwähnen, dass die dichteren Schichten der Stärkekörner und Zellhäute bei starker Quellung unter den

genannten Umständen den weichsten und wasserreichsten Schichten gleichartig werden; da nun wahrscheinlich jene aus grossen, diese aber aus kleinen Molekülen bestehen, so lässt sich diese Thatsache dadurch erklären, dass die grossen Moleküle der dichten Substanz in zahlreiche kleine Moleküle zertrümmert und so denen der weichen Substanz ähnlich werden. — In demselben Sinne lässt sich die Wahrnehmung deuten, dass mit der Zerstörung der Organisation durch starke Quellung die optischen Eigenschaften der Stärke und der Zellhaut verändert werden, ihre frühere Wirkung auf polarisirtes Licht verschwindet für immer; es wird auch dies erklärlich, wenn man annimmt, dass unter den genannten Einflüssen die optisch wirksamen Moleküle ihre Form verlieren, dass ihre Bruchstücke unregelmässig durcheinander geworfen werden.

In wie weit diese Anschauungen auch auf die Protoplasmagebilde und ihre Gerinnung übertragbar sind, bleibt einstweilen dahingestellt.

g) Die Zerstörung der Molecularstructur der organisirten Gebilde kann gradweise gesteigert werden und wenn sie eine gewisse Grenze überschreitet, so entsteht aus dem anfangs organisirten Material ein neuer Körper, dessen Molecularzustand seit Graham als colloïdal bezeichnet wird. Bei der Aehnlichkeit der organisirten und krystallisirten Körper, wie sie nach Nägeli und Schwendener besteht, kann es nicht auffallen, dass auch Mineralsubstanzen, die sonst krystallinisch auftreten, unter gewissen Umständen colloidal werden, wie die Kieselsäure.[1] — Die organisirten Körper nehmen Wasser (und andere Flüssigkeiten) unter Volumenzunahme bis zu einem gewissen Maximum auf, dann sind sie gesättigt, die krystallinischen Körper lösen sich in einem bestimmten Minimum von Wasser und bilden eine gesättigte Lösung, die nach Willkür zu verdünnen ist. Die colloidalen zeigen in dieser Beziehung ein mittleres Verhalten: sie sind mit Wasser in allen Verhältnissen mischbar; es giebt für sie kein Minimum noch Maximum des Wassergehalts. Bei den organisirten und krystallisirten Körpern bewirken Lösungsmittel einen plötzlichen Uebergang aus dem geformten in den flüssigen Zustand. Die colloidalen Körper gehen aus dem trockenen in den gelösten Zustand (wenn sie überhaupt löslich sind) durch alle Stufen der Erweichung über; sie sind in einem gewissen wasserarmen Zustand hart, dann breiartig, dann schwerflüssig zäh, endlich mit hinreichendem Wasser leichtflüssig; auch im flüssigen Zustand sind sie schleimig, cohaerent und adhäriren stark an organisirten, weniger an krystallisirten Körpern; auch bei starker Verdünnung diffundiren sie sehr langsam und manche von ihnen scheinen organisirte Häute (Zellhäute) überhaupt nicht durchdringen zu können. Bei der Eintrocknung liefern sie eine homogene Substanz, deren Quellung uud optische Eigenschaften von dem Molecularbau der Krystalle und der organisirten Gebilde weit abweichen; diesen gegenüber können die colloidalen Körper als innerlich amorph, wie sie es auch äusserlich sind, betrachtet werden. — Innerhalb der Pflanze treten die colloidalen Körper häufig als Zerstörungsproducte der organisirten auf und unter Umständen liefern sie auch das Bildungsmaterial zum Aufbau neuer organisirter Körper; so entstehen das Bassoringummi und vielleicht auch das Arabin, ebenso der Quitten- und Leinsamenschleim durch Desorganisation von Zellhäuten; vielleicht ist auch die Bildung der Cuticularsubstanz hierher zu rechnen; das Viscin soll aus verwandelten Zellhäuten hervorgehen; der Ursprung des colloidalen Pectins und des Kautschuks ist noch unbekannt; alle diese Stoffe finden in der Pflanze keine weitere Verwendung mehr. Dagegen verwandelt sich das Protoplasma in den reifenden Samen, in z. Th. lösliche Colloide (z. B. Casein der Leguminosen u. a.), die bei der Keimung abermals das Material zur Bildung von Protoplasma liefern; auch der Schleim in den Siebröhren scheint nicht organisirt, sondern colloidal zu sein und enthält offenbar die Stoffe, aus denen sich später neues Protoplasma bildet.

§ 2. **Gewebespannung**[2]. Jedes wachsende Glied einer Pflanze besteht

1) Vergl. unter Anderem Th. Graham in Ann. der Chemie und Pharm. 1865. Bd. 135, p. 65 ff.

2) Vergl. Sachs: Handbuch der Experimental-Physiologie, wo auch die wichtigen Arbeiten

aus äusseren und inneren Schichten, deren Wachsthum, wenigstens während einer gewissen Zeit, mit verschiedener Geschwindigkeit in derselben Richtung fortschreitet. Die nothwendige Folge ist eine entsprechende Spannung der verschiedenen Schichten gegeneinander: die rascher wachsenden werden an der ihrem Wachsthum entsprechenden Ausdehnung nach bestimmten Richtungen hin gehindert (comprimirt), bewirken aber ihrerseits eine Dehnung der langsamer wachsenden Schichten, welche diese durch ihre Elasticität auszugleichen suchen. Es leuchtet a priori ein, dass die durch das ungleichartige Wachsthum hervorgerufenen Schichtenspannungen noch fortbestehen können, wenn das Wachsthum aufhört, die Spannung kann aber auch durch ein verändertes Wachsthumsverhältniss wieder aufgehoben werden.

Von der Existenz und Art der Spannung überzeugt man sich leicht durch vollständige Isolirung der Schichten von einander[1]; die rascher gewachsenen, daher comprimirten dehnen sich nun aus, die langsamer gewachsenen ziehen sich elastisch zusammen; jene werden z. B. länger als das ganze untersuchte Organ (etwa ein Internodium), während diese sich verkürzen; diese Veränderung tritt fast momentan im Augenblick der Trennung ein. Oft genügt auch eine theilweise Trennung der Schichten; schlitzt man z. B. einen rasch wachsenden Stengel der Länge nach kreuzweise auf, so krümmen sich die Streifen concav nach aussen, indem sich die inneren Gewebeschichten dehnen und unter den hier obwaltenden Umständen convex werden.

Derartige Schichtenspannungen können nun sowohl in der einzelnen Zellhaut, wie in Geweben vorkommen, sie können an jener wie in diesen unterbleiben oder verschwinden.

An der einzelnen, im Wachsthum begriffenen Zelle ist gewöhnlich die äusserste Zellhautschicht, zumal dann, wenn sie sich zeitig cuticularisirt, von den inneren, rascher wachsenden Schichten passiv gedehnt; die letzteren sind dem entsprechend durch die Elasticität der Cuticula comprimirt. Ist Dehnbarkeit und Elasticität der äusseren Schicht, oder aber das active Dehnungsstreben der inneren nach irgend einer Richtung vorwiegend, so wird auch die Spannung nach verschiedenen Richtungen hin verschieden gross sein. — Eine Trennung der einzelnen Zellhautschichten ist nicht wohl möglich, man überzeugt sich aber von der Existenz der Spannungen z. B. dadurch, dass man dünne Querschnitte (in radialer Richtung) durch die ganze Zellhaut herstellt; von den reifen Pollenkörnern von Cucurbita und Althaea genommen krümmen sich diese sehr kräftig nach aussen, die Cuticula (Exine) wird concav, die wachsthumsfähige Intine convex; die Letztere war also vorher in den tangentialen Richtungen comprimirt, die Exine in gleichem Sinne passiv expandirt. Die reifen Pollenkörner und Sporen zeigen auch, dass die durch das ungleiche Wachsthum erzeugten Spannungen auch nach dem Aufhören desselben noch fortbestehen. Verlängert sich eine Zelle durch

Hofmeisters genannt sind; ferner Nägeli und Schwendener: Das Mikroskop II. p. 407 ff. und Kraus in Bot. Zeitung 1867. Nr. 14—18; besonders diese letzte Abhandlung ist dem Anfänger zur ersten Orientirung zu empfehlen; mit seiner Anwendung des Wortes »Spannungsintensität« bin ich nicht einverstanden.

1) Die Intensität der Spannung wird auf diese Weise aber nicht gemessen; bei gleicher Längendifferenz der isolirten Gewebe kann das unverletzte Organ die verschiedensten Spannungsintensitäten haben, wie weiter unten ersichtlich wird.

Scheitelwachsthum zu einem Schlauch (mit oder ohne folgende Quertheilungen), so hat die Haut am Scheitel und hinter diesem oft keine oder nur sehr geringe Schichtenspannung, diese steigert sich aber weiter rückwärts, wo das intercalare Längenwachsthum energischer ist, erreicht an einer Stelle ein Maximum und kann noch weiter rückwärts, wo das Wachsthum aufgehört hat, auf ein Minimum herabsinken, wie sich aus dem Verhalten von Wurzelhaaren und einfachen Rhizoiden (z. B. der Charen) unter dem Einfluss der Schwerkraft und das Lichtes erkennen lässt (s. unten). — Während nun zwischen den Hautschichten selbst an verschieden alten Stellen verschiedene Spannungen bestehen, wird die ganze Haut in toto durch den Druck des Zellsaftes gespannt, der natürlich als hydrostatischer Druck überall in derselben Zelle denselben Werth hat und man erkennt leicht, wie complicirt diese Spannungsverhältnisse schon in der einzelnen Zelle sein können.

In vieler Hinsicht ähnlich, aber mannigfaltiger verhalten sich die aus Gewebemassen bestehenden Pflanzenorgane. Solange sie sich im Zustande des Urmeristems befinden (z. B. an Wurzelspitzen, Stammspitzen, sehr jungen Blättern), sind die noch morphologisch gleichartigen Gewebeschichten nicht oder unmerklich gegen einander gespannt; die ganze protoplasmareiche Gewebemasse mit ihren dünnen Zellwänden verhält sich im gewissen Sinne wie ein dickflüssiger Brei. — Aber auch ältere Gewebemassen können diesen Zustand bewahren, wie z. B. die Lamellen und Röhren, welche das Hymenium der Hutpilze tragen; gleich den Spitzen rasch wachsender Wurzeln folgen sie passiv dem Zug der Schwere, wie erweichtes Wachs oder Siegellack.

Treten die Gewebe eines wachsenden Organes aus dem Zustand des Urmeristems hervor, beginnen die sich nicht mehr oder seltener theilenden Zellen rasch zu wachsen, so treten gewöhnlich kräftige Spannungen auf, weil einzelne Gewebeschichten rascher wachsen als andere. Es kann diess innerhalb morphologisch gleichartiger Gewebemassen eintreten, wie in den Strünken der Hutpilze (z. B. Amanita muscaria), wo die inneren Schichten des Hyphengewebes sich oft so stark expandiren, dass die äusseren quer zerreissen. — Tritt eine Differenzirung der Gewebe in Haut, Fibrovasalstränge und Grundgewebe ein, so kann zuweilen wenigstens anfangs das Wachsthum ohne stärkere Spannungen fortschreiten, wie die schlaffen, überhängenden Frühjahrstriebe von Fagus, Corylus u. s. w. und viele nickende Blüthenstiele zeigen; gewöhnlich aber beginnt mit der Streckung der Organe und ihrem Hervortreten aus dem Knospenzustand ein sehr ungleichmässiges Wachsthum der Gewebe in gleicher Richtung, dementsprechend tritt dann lebhafte Gewebespannung ein. Diese steigert sich anfangs, erreicht später ein Maximum und sinkt endlich auf Null herab, wenn das Wachsthum aufhört. In allen diesen Fällen wächst das parenchymatische Grundgewebe am raschesten in die Länge (und bei Blättern in die Breite), die Epidermis am langsamsten, indem ihre Dehnbarkeit sich mindert, ihre Elasticität sich steigert; zwischen beiden besteht daher im Allgemeinen die grösste Spannung, geringer pflegt sie zwischen Parenchym und Fibrovasalsträngen zu sein. Indessen sind auch die verschiedenen Schichten des Parenchyms oft unter sich gespannt und zwar die inneren positiv, die äusseren negativ [1]), so dass im Allgemeinen die Spannung

1) Positiv gespannt mag ein Gewebe heissen, wenn es an seinem Ausdehnungsstreben ge-

von aussen nach innen (bis zur Wachsthumsaxe) wächst. Hört das Längenwachsthum der Internodien, Wurzeln und vieler Blattstiele endlich auf, so verschwindet die Spannung, indem das Ausdehnungsstreben des Parenchyms erlischt, die Holzbündel durch stärkere Verholzung ihre Dehnbarkeit verlieren, steif und fest werden und die Epidermis ungefähr dieselbe Länge annimmt, wie sie. — Viele Blattstiele dagegen oder eigenthümlich ausgebildete Blattorgane (Knotenpolster der Grasblattscheiden, die Kissen beweglicher Blätter) behalten die während des Wachsthums erworbenen Gewebespannungen auch nach beendigtem Wachsthum bei; die hier bestehenden Spannungen pflegen sehr gross zu sein und derartige Organe haben die Eigenschaft, später unter bestimmten Umständen (bei veränderter Lage gegen die Richtung der Schwerkraft) nochmals zu wachsen und zwar auf verschiedenen Seiten verschieden stark (z. B. sehr ausgezeichnet die Knoten der Gräser).

Die durch das ungleichförmige Längenwachsthum der Gewebeschichten hervorgerufenen Spannungen wirken vorzugsweise in longitudinaler Richtung, parallel der Wachsthumsaxe; tritt aber nach beendigtem Längenwachsthum ein dauerndes Dickenwachsthum ein, wie bei den holzigen Stämmen und Wurzeln der Gymnospermen und Dicotylen, so enspricht dem radialen Wachsthum auch eine in radialer und tangentialer Richtung wirkende Spannung, die vorzugsweise dadurch entsteht, dass die Rindengewebe im Umfang langsamer wachsen, als der Holzbildung in radialer Richtung entspricht; die Rinde wird zu enge für den Holzkörper; löst man einen Ring derselben vom Stamm ab und schlitzt ihn an einer Seite auf, so zieht er sich in tangentialer Richtung zusammen und umschliesst nun nicht mehr den ganzen Holzcylinder, seine Ränder klaffen auseinander. Die Ursache dieser Querspannung ist, wie man leicht einsieht, eine wesentlich andere, als die beim Längenwachsthum ebenfalls vorkommende, die als Folge der Compression des Marks und der passiven Longitudinaldehnung der Epidermis sich geltend machen muss und bei diametral durchschnittenen Querscheiben zuweilen an der Vorwölbung des Parenchyms deutlich erkannt wird.

Von der Schichtenspannung, welche aus der Verschiedenheit des Wachsthums der Zellhäute und Zellhautschichten der Gewebe oder einzelnen Zellen hervorgeht, ist der Turgor [1]) der einzelnen Zelle, so wie ganzer Gewebemassen zu unterscheiden, obgleich Schichtenspannung und Turgor, wenigstens da, wo es sich um die Spannungen innerhalb vielzelliger Gewebeschichten handelt, in engster Beziehung zu einander stehen. — Der Turgor ist der hydrostatische Druck des Zellsaftes auf die Zellwand, oder was dasselbe bedeutet der Druck der elastischen Zellwand auf den gesammten Zellsaft; er bleibt offenbar derselbe, ob innerhalb der Zellwand Schichtenspannungen bestehen oder nicht; hervorgerufen wird der Turgor dadurch, dass die im Zellsaft gelösten Stoffe endosmotisch einwirken

hindert (comprimirt), negativ gespannt, wenn es von anderen Geweben passiv gedehnt wird. Die positiv gespannten Gewebe kann man auch kurz als schwellende (erectile), die negativ gespannten als elastische (retractive) bezeichnen.

1) Man hat oft die Ausdrücke Gewebespannung und Turgescenz als ungefähr gleichbedeutend verwendet und so die gegenseitige Verständigung sehr erschwert; ich verstehe unter Turgor ausschliesslich den hydrostatischen nach allen Richtungen gleichen Druck des Zellsaftes auf die gesammte Zellwand; ein Missverständniss ist nach dieser Begriffsbestimmung kaum noch möglich.

auf das die Zelle umgebende oder ihr überhaupt von aussen zuführbare Wasser; indem sich das Wasser durch die endosmotische Anziehung im Zellraum anhäuft, drückt es von innen her auf die Zellhaut, diese wird gespannt und drückt vermöge ihrer Elasticität auf das in der Zelle enthaltene Wasser. Ist die endosmotische Anziehung sehr gross, so kann sie die Festigkeit der Zellhaut überwinden, es dringt dann solange Wasser ein, bis diese platzt. Es bedarf kaum der Erwähnung, dass Zellen mit offenen Tüpfeln wohl Schichtenspannung innerhalb der Haut, aber keinen Turgor haben können.

Wird eine turgescirende Zelle von aussen her in einer Richtung zusammengedrückt, so behält das Wasser sein Volumen, wenn es sich um Kraftgrössen, wie sie in der Pflanze vorkommen, handelt; es kann für diesen Fall als einfach nicht compressibel betrachtet werden; das Wasser weicht aber dem einseitigen Drucke aus und überträgt ihn in allen Richtungen auf die Zellwand; die Zelle ändert, wenn möglich ihre Form und dehnt sich in allen Richtungen, ausser in der des äusseren Druckes aus; wobei jedoch vorausgesetzt wird, dass die Zelle noch nicht das Maximum des Turgors erreicht hatte, dass sie also noch dehnbar, die Zelle einer Formveränderung fähig ist. Auch leuchtet ein, dass, um eine bestimmte Formveränderung der Zelle zu bewirken, ein um so grösserer Druck von aussen nöthig ist, je grösser der Turgor schon war; ist die Zellwand durch das endosmotisch aufgenommene Wasser des Zellsaftes zwar schon gespannt, aber noch weit von der Grenze ihrer Elasticität und Festigkeit entfernt, so wird ein äusserer Druck um so leichter eine bestimmte Formveränderung bewirken, je dehnbarer sie ist. — Ebenso wird ein von aussen her auf die Zellwand wirkender Zug, der die Zelle in einer Richtung zu verlängern sucht, diess nur insofern bewirken, als die Zelle, bei gleichbleibendem Volumen sich in anderen Richtungen zusammenzuziehen im Stande ist, was ebenfalls wieder von dem Grade der vorhandenen Turgescenz und der Dehnbarkeit der Zellhaut abhängt. — In beiden Fällen, sowohl bei dem Druck, wie bei dem Zug, werden die Formveränderungen der ganzen Zelle ausserdem davon abhängen, ob die Wandung nach allen Richtungen hin gleiche oder verschiedene Dehnbarkeit und Elasticität besitzt, und insofern von den dadurch bewirkten inneren Spannungen auch das Wachsthum beeinflusst wird, kann der Turgor für sich allein oder in Verbindung mit äusserem Druck auf die Art des Zellhautwachsthums, die Gesammtform der Zelle, und auf die sich dabei bildenden Schichtenspannungen einwirken.

Von den Folgerungen, welche sich aus diesen Betrachtungen ergeben, will ich hier indessen nur eine hervorheben, die den Einfluss des wechselnden Turgors auf die Schichtenspannung der Gewebe betrifft.

Die Zellen eines wachsenden, mit starken Gewebespannungen versehenen Organs sind mit Wasser prall gefüllt, sie turgesciren. Auf jede Parenchymzelle wirkt ein longitudinaler Druck, auf jede Epidermiszelle ein longitudinaler Zug. Da das die Zellen erfüllende Wasser für die hier in Betracht kommenden Kräfte weder merklich compressibel noch dehnbar ist, so kann die Gewebespannung nur Formveränderungen an den Zellen bewirken: die des Parenchyms werden in axiler Richtung verkürzt und dem entsprechend in den radialen Richtungen erweitert, die Zellen des Hautgewebes werden verlängert und dabei entsprechend in tangentialer und radialer Richtung contrahirt. Trennt man die Gewebeschichten von einander, so erfolgt augenblicklich die der Aufhebung des Druckes und Zuges

entsprechende Formänderung der Zellen; die des Parenchyms werden, wie die Beobachtung zeigt, länger und müssen dem entsprechend enger werden; die der Hautgewebe werden kürzer, und müssen sich also in entsprechendem Maasse quer erweitern. Es zeigt diess zunächst, das jede longitudinale Gewebespannung nothwendig mit Querspannungen verbunden ist: weil die Epidermis zu kurz ist, ist sie auch zu eng, weil das Parenchym zu lang ist, ist es auch zu dick für die Epidermis, und beides um so mehr, je mehr die einzelnen Zellen einer Formänderung durch Druck und Zug fähig sind. — Mit diesen Formänderungen der ganzen Zellen wird auch eine Änderung in der Dicke ihrer Wandungen nothwendig verbunden sein; diese kann auch noch gesteigert werden, durch eine möglicherweise stattfindende Umlagerung des Imbibitionswassers, die auch den Umfang der Haut verändern könnte. Thatsächlich ist aber über diese Vorgänge nichts Näheres bekannt.

Das Gesammtresultat des Zusammenwirkens des verschiedenen Wachsthums der Zellwände, ihrer Dehnbarkeit, Elasticität und des Turgors ist ein bestimmter Grad von Steifheit oder Schlaffheit des ganzen Organs, durch deren Messung man also einen Ausdruck für die Gesammtspannung des Organs in einem gegebenen Zeitpunct gewinnt. Die Gesammtspannung wird z. B. vermindert, das Organ also schlaffer und biegsamer werden, wenn durch Wasserverlust der Turgor sinkt, oder wenn die Elasticität der gedehnten Zellwände sich verkleinert, oder wenn diese dehnbarer werden oder wenn die Ungleichheit des Wachsthums verschiedener Gewebeschichten sich mindert. Erfolgt eine derartige Aenderung einseitig an einem Organ, so wird nicht bloss die Gesammtspannung vermindert, sondern auch eine entsprechende Krümmung hervorgebracht; tritt eine die Gesammtspannung verkleinernde Aenderung allseitig auf, so wird das Organ z. B. kürzer oder länger werden, je nachdem die Erschlaffung auf einer Verminderung des Ausdehnungsstrebens des Parenchyms, oder auf einer Verminderung der Elasticität der Epidermis beruht. — Beobachtet man nun umgekehrt eine Krümmung, Verkürzung, Verlängerung oder Aenderung der Steifheit eines Organs, so kann diess auf sehr verschiedenen mechanischen Veränderungen beruhen, ganz verschiedene Aenderungen können ähnliche Effecte erzeugen und es ist somit jedesmal Aufgabe einer besonderen Untersuchung, die mechanischen Vorgänge im Inneren eines Organes kennen zu lernen, wenn irgend eine Krümmung, Vergrösserung oder Verkleinerung der Gesammtspannung eintritt.

Diese Betrachtungen gelten nur für den Fall, dass die Zellen des betreffenden Organs turgesciren. In diesem Zustand wird das endosmotisch aufgenommene Wasser nicht nur auf die Zellwand drücken, er wird auch zwischen die Zellhautmoleküle hineingedrückt und strebt herauszufiltriren. Abgesehen von anderen Folgerungen, darf man hiernach jedenfalls annehmen, dass die Wandung einer turgescirenden Zelle mindestens so viel Wasser enthält, als sie durch Imbibition unter gleichen Unständen aufnehmen kann, dass sie aber wahrscheinlich mehr Wasser enthält. Es ist nun aber auch möglich, dass sich die Imbibitionsfähigkeit einer Zellhaut somit auch ihr Volumen, ihre Dicke und ihr Umfang ändern kann und dass auf diese Weise die Gesammtspannung verändert würde. Aber nicht nur die theoretische, sondern auch die experimentale Darlegung der hierdurch veranlassten Veränderungen sind bis jetzt nicht gelungen; theoretische Betrachtungen kaum möglich, weil die Beziehung der Volumenzunahme, Dehnbarkeit und

Elasticität einer Zellhaut zum Quantum des imbibirten Wassers, noch nicht experimentell festgestellt ist; es ist diess bei der Betrachtung lebender turgescirender Pflanzentheile und ihrer Spannungsänderungen desshalb ein um so wichtigerer Factor, als Aenderungen im Quantum des Imbibitionswassers im Allgemeinen auf Kosten des Zellsaftes stattfinden, dessen Volumen dabei sich ändert, was auf den Turgor zurückwirkt. — Nur in einem Falle treten die Wirkungen der Imbibition ganz klar und ohne die übrigen Factoren der Gewebespannung hervor; nämlich bei den todten nicht mehr turgescirenden Geweben; so z. B. an den Pericarpien trockener aufspringender Früchte; die Krümmungen und sonstigen Formveränderungen derartiger Gewebemassen, durch welche die mannigfaltigen Arten des Aufspringens bewirkt werden, sind Folge der verschiedenen Dimensions- und Volumenänderungen verschiedener Zellhäute unter dem Einfluss der Vermehrung oder Verminderung des Imbibitionswassers [1]).

Das bisher Gesagte soll den Anfänger nur auf die wichtigeren Ausgangspuncte der Erforschung dieses Gebietes und auf die Schwierigkeiten, denen man hier begegnet, aufmerksam machen; irgend etwas Abschliessendes und Erschöpfendes lässt sich gegenwärtig nicht, am allerwenigsten mit der hier erforderlichen Kürze des Ausdruckes sagen.

Unter den zahlreichen Lebenserscheinungen der Pflanzen, welche durch Gewebespannungen und Störungen derselben hervorgerufen werden, mögen hier vorzugsweise nur die durch unsymmetrische Aenderungen der Längenspannung hervorgerufenen Krümmungen kurz charakterisirt werden [2]).

a) Als Nutation bezeichnet man Krümmungen, welche im Längenwachsthum befindliche Organe ohne äussere Veranlassung, successive nach verschiedenen Richtungen hin annehmen. Indem das Längenwachsthum bald auf der einen, bald auf der anderen Seite des Organs überwiegt, wird dieses auf der gegenüberliegenden concav; die Steigerung des Längenwachsthums kann von einer Seite auf die andere überspringen und blosses Hin- und Herkrümmen bewirken, oder aber sie schreitet am Umfang des Organs stetig nach einer Richtung hin fort und bewirkt somit eine rotirende Bewegung des freien, überhängenden Theils, der in beiden Fällen endlich gerade werden oder eine Krümmung beibehalten kann. Diese Vorgänge sind mit bisher nicht genauer erforschten Aenderungen der Gewebespannung verbunden.

Beispiele der Nutation an Stämmen: Die Blüthenschäfte von Allium Porrum und Cepa krümmen sich, bevor sie ihre definitive Länge erreichen, langsam hin und her, der emporwachsende Blüthenstengel von Brassica (besonders im Finstern) zeigt rotirende Nutation und streckt sich endlich gerade. Die rotirende Nutation ist allgemein bei schlingenden Stämmen, soweit sie noch keine Stütze umwunden haben (Humulus, Phaseolus z. B.) und kommt vor bei Pflanzen, deren Blätter in Ranken verwandelt sind (Pisum).

Die Nutation der Blätter bewegt sich meist in einer zum Stamm radialen Ebene, welche durch den Insertionsmittelpunct geht; die Auszweigungen des Blattes verhalten sich zu dem Stiel oder der Mittelrippe, wie diese zum Stamm. Die Knospenlage nämlich wird durch stärkeres Wachsthum der Blatthinterseite bewirkt, das spätere Auseinanderschlagen bei der Entfaltung durch stärkeres Wachsthum der Oberseite; bevor das Blatt seine definitive Stellung annimmt, krümmt es sich oft erst rückwärts (Phaseolus). Bei den Farnblättern

1) Vergl. auch Cramers Angaben in »Die sogenannten Asthygrometer« (Zürich 1867, von Prof. Wolf).

2) Ausser den schon oben p. 507 und in meinem Handbuch genannten Arbeiten ist hier als später erschienene zu nennen: Ch. Darwin: on the movements and habits of climbing plants (Journal of the Linnean society 1865. Vol. IX.).

ist das Wachsthum der Hinterseite anfangs so überwiegend, dass sie in der Knospenlage nach vorn spiralig eingerollt sind; dasselbe ist bei manchen Blattranken (Cucurbitaceen) der Fall, andere sind schon anfangs gerade (Pisum u. a.); jene strecken sich vor Vollendung des Wachsthums nicht nur gerade, sondern bei ihnen und allen Ranken überwiegt schliesslich die Verlängerung auf der Oberseite so sehr, dass sie sich rückwärts spiralig oder schraubig einrollen (wenn sie vorher eine Stütze gefasst haben, so macht der zwischen Stütze und Stamm liegende Theil der Ranke eben so viele Windungen nach rechts wie nach links, oder es sind drei bis fünf und mehr Wendungspuncte der Spirale und antidrome Stücke derselben vorhanden [1]); vor Beendigung des Längenwachsthums, so lange sie fast gerade sind, können Ranken und manche rankenähnliche Blattstiele (Clematis microphylla, Darwin) auch rotirende Nutation zeigen. — Als blosse Nutation im oben angegebenen Sinne ist auch die Krümmung vieler Staubfäden zur Narbe hin oder neben dieser vorbei (Tropaeolum) u. s. w. zu betrachten; auch Griffel und Narben zeigen Nutation (besonders deutlich bei Nigella). — Die Nutationskrümmung scheint im Allgemeinen an der Stelle der stärksten Gewebespannung der Internodien und Blätter einzutreten.

b) Als Appression will ich in Ermangelung eines anderen, hinreichend allgemeinen Ausdruckes, alle diejenigen Erscheinungen bezeichnen, welche darauf beruhen, dass longitudinal wachsende Organe durch dauernde Berührung mit einem festen Körper (Stütze) diesem sich anschmiegen. Die Berührung des wachsenden Organs mit einem festen Körper bewirkt offenbar einen Druck rechtwinkelig zur Wachsthumsrichtung und wahrscheinlich immer eine longitudinale Reibung. Der Einfluss dieser Ursache auf die Gewebespannung ist nicht genauer studirt; es scheint aber, dass man die hierher gehörigen Vorkommnisse einstweilen in zwei Gruppen eintheilen kann, nämlich:

α) Appression spannungsloser oder schwach gespannter Organe; den einfachsten Fall bieten viele schlauchförmige, am Scheitel fortwachsende Zellen; kommt das Ende eines solchen Schlauches in Berührung mit einem festen Körper, so legt er sich dicht an und die fortwachsende Endpartie bleibt diesem beständig angeschmiegt, wie ein adhärirender Tropfen, der an einem festen Körper hingleitet. So z. B. die Rhizoidschläuche von Vaucheria an Glaswänden, die Pollenschläuche an Narbenhaaren und an der Innenseite der Fruchtknotenwand. Da der hydrostatische Druck des Zellsaftes offenbar auf der berührten und freien Seite gleich ist, so kann die Anschmiegung nur durch eine Verschiedenheit des Zell-

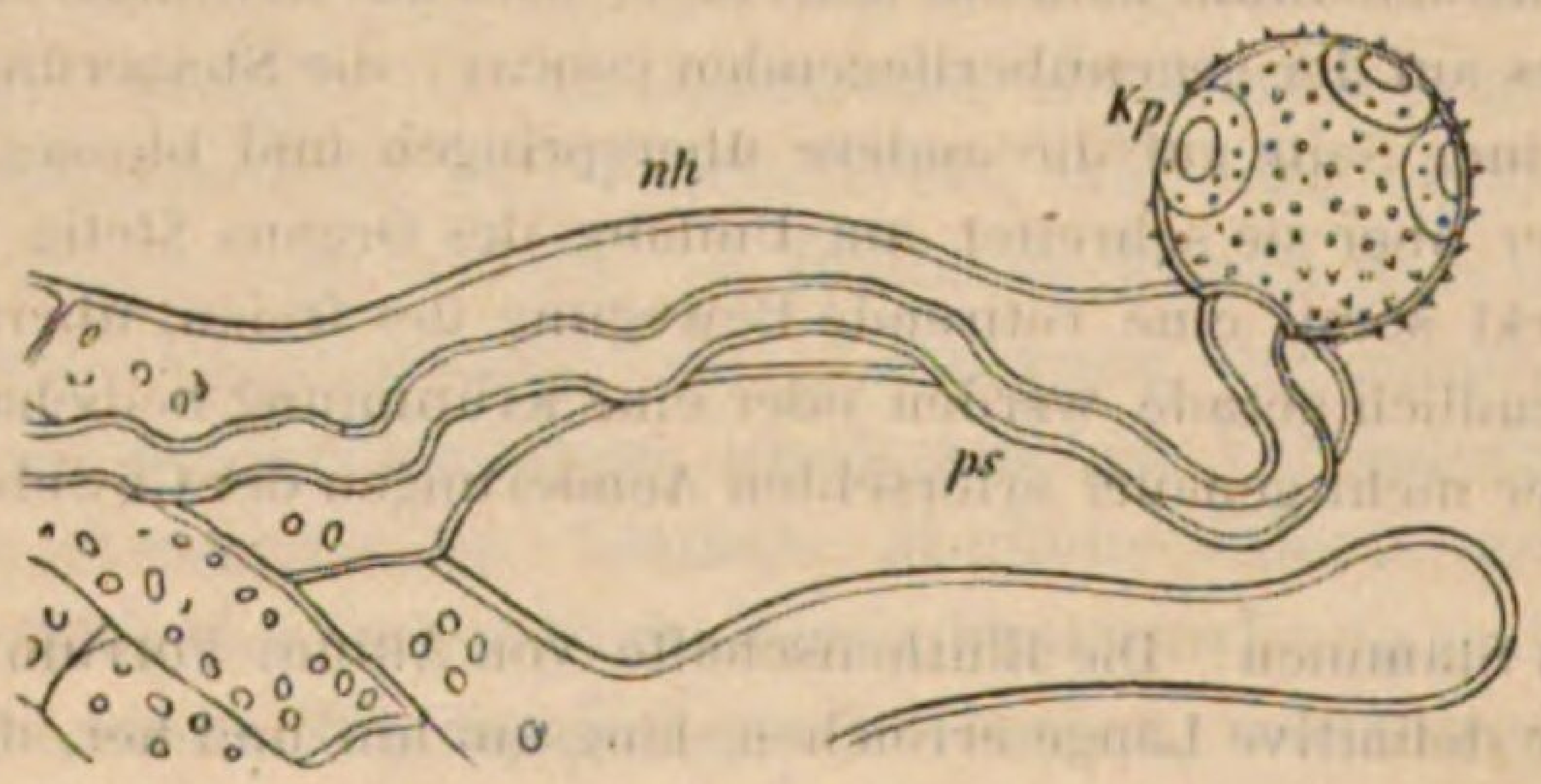


Fig. 345. Campanula rapunculoides: *nh* Narbenhaare, *Kp* Pollenkorn mit Deckeln an den Austrittsstellen, *ps* der Pollenschlauch an dem Narbenhaar fest angeschmiegt hinwachsend. (550).

1) Darwin hat schon gezeigt, dass diese Umwendung der Windungen nur bei Ranken, die mit dem vorderen Theile eine Stütze gefasst haben, vorkommt und hier vorkommen muss. — Klebt man zwei Kautschukstreifen aufeinander, von denen der eine sich selbst überlassen, der andere während des Aufklebens stark gedehnt ist, so rollt sich das Ganze, wenn es frei gelassen wird, wie eine Ranke spiralig ein, fast man beide Enden und streckt den Streifen erst gerade, nähert man dann die Hände einander, so zeigt der Streifen gerade so viel Rechts- wie Linkswindungen, gleich einer Ranke unter den genannten Verhältnissen. Es ist leicht, dieses Experiment zur Erklärung der Erscheinungen bei Letzteren zu verwerthen; die Umwendung der Windungen an einer beiderseits befestigten Ranke ist keine Eigenthümlichkeit des Wachsthums, sondern eine nothwendige Folge des Umstandes, dass sie sich einseitig stärker verlängert und dabei an beiden Enden befestigt ist.

hautwachsthums und entsprechende Spannungen bewirkt werden. — Das Anschmiegen der Epheuzweige an Baumstämme, Mauern, Felsen wird zunächst dadurch eingeleitet, dass die älteren Internodien (durch negativen Heliotropismus s. unter f.) sich diesen Stützen concav zuwenden, wodurch das Zweigende an diese angedrückt wird; das Letztere selbst macht aber (durch positiven Heliotropismus) eine leichte Krümmung convex gegen die Stütze und legt sich mit der Convexität fest an diese an; hier treten nun die Haftwurzeln hervor, welche das angedrückte Stengelstück an der Stütze befestigen; wenn diese Stelle nun älter wird, so tritt die entgegengesetzte Gewebespannung in ihr ein, sie sucht sich convex nach aussen zu krümmen, woran sie durch die Haftwurzeln verhindert wird; man erkennt diese Verhältnisse leicht, wenn man einen rasch wachsenden Zweig, der sich an einer ebenen Stütze fest angeschmiegt hat, von dieser ablöst und unten abschneidet; er nimmt dann sofort eine langgezogene S-krümmung an, und es bedarf einiger Kraft, den älteren gegen die Stütze concav werdenden Theil wieder an diese anzudrücken.

β) Appression stärker gespannter Organe: Das Schlingen und Winden um dünne Stützen. Die volubilen Stengel der Schlingpflanzen zeigen rotirende Nutation; ihr überhängender Gipfeltheil macht kreisende Bewegungen; kommt die bei der Bewegung vordere (vorausgehende) Seite mit einem Stabe, Faden oder sonst hinreichend dünnen Körper in Berührung, so wird er diesem vermöge der Nutationsbewegung zunächst angedrückt, wobei sich der angedrückte Theil anfangs ganz passiv verhält; der Druck und die hier gewiss stattfindende Reibung bewirkt (wie zuerst von H. v. Mohl gezeigt wurde), dass sich der Stengeltheil an der Berührungsstelle concav krümmt, also auf der freien Seite convex wird; dadurch kommt aber sofort eine näher zum Scheitel liegende Stelle des Organs mit der Spitze in Berührung, der so bewirkte Druck erzeugt auch hier die Krümmung, und so schreitet diese mit dem Wachsthume des Stengels aufwärts fort, derselbe windet, sich fest anschmiegend, um die Stütze. Die Windungen sind in diesem Falle immer schraubig und aufsteigend, weil der für Berührung empfindliche Theil hinreichende Gewebespannung besitzt, um unter dem Einflusse der Schwerkraft (s. unten) sich gleichzeitig schief aufwärts zu krümmen. — Die Ranken sind vor ihrer Einrollung rückwärts auf der Unterseite für dauernde Berührung (Reibung) empfindlich; werden sie durch ihre Nutationsbewegung mit ihrer Unterseite einer Stütze passiv angedrückt, so krümmen sie sich ähnlich wie die schlingenden Stengel und schmiegen sich in Schraubenwindungen der Stütze dicht an. Anderweitige Wachsthumsverhältnisse bewirken hier wie bei der freiwilligen Einrollung (Nutation), dass die Windungen nicht spiralig, sondern schraubig sind. — Die Beobachtung zeigt, dass Stengel und Ranken, die sich noch nicht um eine Stütze gewunden haben, deutliche Gewebespannung zwischen Epidermis und Parenchym besitzen; unmittelbar nach Umwindung einer Stütze ist die convexe, freie Seite länger als die concave (Berührungs-) Seite und die Spannung zwischen Parenchym und Epidermis ist auf jener schwächer als auf dieser. — Der Unterschied zwischen diesen und den unter *α*) genannten Erscheinungen liegt darin, dass hier die sich anschmiegende Stelle des Organs deutliche Gewebespannung besitzt und von dem Scheitel entfernter liegt, und dass die volubilen Stengel und Ranken nur um hinreichend dünne Stützen sich fest anschmiegen, während die unter *α*) genannten Organe es an Ebenen und selbst Concavitäten thun.

c) Erschlaffung gespannter Organe durch Erschütterung und damit verbundene Krümmungen. Obwohl auch die hier zu nennenden Erscheinungen in ihren Beziehungen zur Gewebespannung noch nicht hinreichend analysirt sind, so mögen doch der leichteren Orientirung wegen einstweilen zwei Fälle auseinander gehalten werden.

α) Verminderung der Elasticität passiv gedehnter Gewebe und dadurch bewirkte Erschlaffung, Verlängerung und Krümmung des Organs. Diese von Hofmeister

entdeckten Erscheinungen lassen sich an lebhaft wachsenden, mit grosser Gewebespannung versehenen Internodien, Blattstielen und Blattnerven der verschiedensten Pflanzen durch heftiges Schütteln (Hin- und Herschleudern des freien Endes), durch wiederholtes einseitiges Anschlagen, durch wiederholtes Beugen oder durch blosses Dehnen hervorrufen. Die Verminderung der Elasticität der Epidermis (und Holzbündel) beruht wahrscheinlich auf einer durch die genannten Einwirkungen hervorgebrachten Ueberschreitung der Elasticitätsgrenze derselben, die wenn sie einseitig ist oder einseitig überwiegt, ein Convexwerden dieser Seite hervorruft.

β) Verminderung der Expansibilität des Parenchyms, dadurch bewirkte Erschlaffung, Verkürzung und Krümmung des Organs. Wahrscheinlich sind es diese Veränderungen, welche an den vorzugsweise sogen. reizbaren Blättern durch Berührung, Erschütterung plötzliche Wasserentziehung hervorgerufen werden und das darstellen, was man hier den gereizten Zustand nennt. — Die Bewegungsorgane der Blätter von Mimosa- und Oxalisarten, die Filamente der Berberideen und Cynareen, die haarähnlichen Anhängsel von Drosera, die Mittelrippe des Blattes von Dionaea und einige andere, nicht sehr häufig vorkommende Organe haben eine derartigen Veränderungen zugängliche Organisation. Die Mechanik der Bewegungen ist aber nur für die grossen Blattstielpolster von Mimosa pudica und die Filamente der Cynareen einigermaassen bekannt. — Die Fähigkeit, auf einfache Berührung, also sehr geringe Erschütterung, sich nach einer bestimmten Seite hin zu krümmen, beruht auf der Coincidenz mehrerer Eigenthümlichkeiten der Organisation: zunächst ist die allein reizbare und bei der Krümmung concav werdende Seite des Organs anders organisirt, als die gegenüberliegende, beide sind gegen einander im reizbaren Zustand stark gespannt; die Beweglichkeit wird in hohem Grade dadurch begünstigt, dass nur ein axiler Fibrovasalstrang, umgeben von einem sehr erectilen Parenchym, vorhanden ist; bei den Mimosen ist die Spannung zwischen diesen beiden Geweben sehr gross, die zwischen Parenchym und Epidermis gering, bei den Cynareenfilamenten scheint dagegen die Hauptspannung zwischen letzteren zu bestehen — Von den unter b) genannten für dauernde Berührung reizbaren Organen unterscheiden sich diese durch den Umstand, dass sie ihren reizbaren Zustand von selbst wieder annehmen, während jene in dem gereizten (gekrümmten) Zustand erstarren; in dieser Hinsicht sind die hier betrachteten Organe den unter c. α) genannten ähnlicher, die ihre Reizbarkeit für Erschütterung später wieder erlangen, der Unterschied ist aber doch sehr gross, denn bei jenen geschieht dies durch nachfolgendes Wachsthum, hier dagegen ist das Organ völlig ausgewachsen, sein labiler Gleichgewichtszustand stellt sich nicht durch Wachsthum, sondern durch andere Vorgänge wieder her, wenn der Reiz aufgehört hat. — Die Verminderung der longitudinalen Expansivkraft des Parenchyms scheint auf verschiedenen nächsten Ursachen bei verschiedenen reizbaren Organen zu beruhen. Bei den Polstern der Mimosa pudica ist es wahrscheinlich, dass das Schwellgewebe der Unterseite sich nach Berührung zusammenzieht, indem seine Zellen einen grossen Theil des Wassers fahren lassen und so ihre Turgescenz vermindern, wobei das Gewebe der Oberseite sich dehnt und convex wird. Durch Einschneiden in das Holz des Stammes einer Mimose wird die Reizbewegung eines entfernten Blattes sofort erzielt, wenn der Einschnitt mit dem Austreten eines Wassertropfens verbunden ist, die Turgescenz in der ganzen Pflanze also ohne Erschütterung von aussen vermindert wird. (Weiteres in meinem Handbuch 482.) Uebrigens sind die thatsächlichen Veränderungen des ganzen Bewegungsorgans im Augenblick der Reizung noch zu wenig bekannt, als dass nicht die Vermuthung erlaubt wäre, dass dieselben bei verschiedenen Einwirkungen sich verschieden verhalten. — Bei den Filamenten der Cynareen (z. B. Centaurea Scabiosa) ist es nach den Angaben Cohn's und Unger's am wahrscheinlichsten, dass die Berührung (Erschütterung) eine sich

ziemlich langsam vollziehende Formänderung der Zellen des schwellenden Parenchyms bewirkt, der Art, dass sie sich verkürzend breiter und weiter werden. — Ranken und rankenähnliche Organe sind zu der Zeit, wo sie rotirende Nutation zeigen, oder später, aber bevor sie sich rückwärts eingerollt oder eine Stütze gefasst haben, für einfache und schwache Berührung oder sehr leichte Reibung empfindlich; die berührte Seite wird nach einigen, meist erst nach mehreren Minuten concav, später streckt sich die gebogene Ranke wieder gerade, womit auch die Reizbarkeit wieder eintritt; concav gebogene Ranken sind nur auf der concaven Seite reizbar, andere (Cobaea, Cissus discolor) sind es allseitig (Darwin). Die durch die Berührung hervorgerufene Aenderung der Gewebespannung ist noch unbekannt, dürfte aber wohl am ehesten auf einer Erschlaffung des Schwellgewebes auf der berührten Seite beruhen.

d) Periodische Aenderungen der Gewebespannung und damit verbundene Krümmungen der betreffenden Organe. Organe, in denen überhaupt Gewebespannung besteht, sie mögen noch im Wachsthum begriffen sein oder nicht, zeigen fortwährende Veränderungen ihres Spannungszustandes in entgegengesetztem Sinne. Unter normalen Lebensverhältnissen, wo die Pflanzen dem Wechsel von Tag und Nacht unterworfen sind, sinkt die Spannungsintensität von Morgens bis nach Mittag und steigt dann wieder während der Nacht bis zu einem Maximum am Morgen. Wird die Pflanze dem Wechsel von Licht und Finsterniss entzogen, beständig dunkel gehalten, so ist die Spannung überhaupt grösser, schwankt aber beständig in kürzeren Perioden (Kraus). — Bei den reizbaren Organen der Mimosen, Oxalideen und den nicht für Berührung empfindlichen verwandter Pflanzen, die aber einen ähnlichen Bau besitzen (Blattkissen der Papilionaceen, auch von Marsilia u. a.), machen sich diese periodischen Schwankungen durch sehr kräftiges Auf- und Abwärtskrümmen auffallend bemerkbar; sie werden hier gewöhnlich als Schlafbewegungen bezeichnet, wobei man jedoch die periodischen und die unter e. zu nennenden Bewegungen vermengt. Am schönsten und unabhängigsten von etwaigen äusseren Einflüssen zeigt sich die periodische Bewegung an den Seitenblättchen des Blattes von Hedysarum gyrans und am Labellum von Megaclinium falcatum, wo die Auf- und Abwärtskrümmungen in Perioden von wenigen Minuten wechseln.

Jedenfalls beruhen diese Krümmungen auf periodisch wechselnder Verlängerung oder Verkürzung der einen und dann der anderen Seite des Bewegungsorgans; bei Phaseolus scheint diess nach Unger hauptsächlich auf einer entsprechenden Formveränderung zu beruhen, die Zellen des schwellenden Parenchyms werden bald auf der einen, bald auf der anderen Seite des Organs länger und enger oder kürzer und weiter; bei Oxalis dagegen ist die Verkürzung der einen, die Verlängerung der anderen Seite so bedeutend, dass eine blosse Formveränderung der Zellen nicht mehr ausreichen dürfte, wahrscheinlich findet eine periodische Volumenänderung der Gewebetheile unter Zu- und Abfluss von Wasser statt (Sachs bot. Ztg. 1857. Taf. XIII). — Das Eigenthümliche dieser periodischen Bewegungen liegt darin, dass sie anscheinend von äusseren Ursachen unabhängig sind; nur der bewegliche Zustand selbst, nicht aber die einzelne Bewegung ist von der Temperatur, dem Licht, dem Wassergehalt des Gewebes abhängig. — Auch manche Blumen, wie die der Tulpen, Kartoffeln, schliessen und öffnen sich periodisch unter anscheinend gleich bleibenden äusseren Einflüssen durch Krümmung der betreffenden Blattgebilde an bestimmten Stellen.

e) Als paratonische Lichtkrümmungen habe ich diejenigen Krümmungen periodisch beweglicher Organe bezeichnet, welche dann eintreten, wenn sie abwechselnd einer grösseren oder geringeren Helligkeit ausgesetzt werden; während die periodischen Bewegungen von dem Wechsel äusserer Einflüsse anscheinend unabhängig sind, wird durch blossen Wechsel der Helligkeit an denselben (vielleicht auch an anderen) Organen eine Krümmung hervorgerufen; so bewirkt z. B. plötzliche Verdunkelung, dass die Bewegungsorgane der Blättchen von Phaseolus sich abwärts, die von Trifolium sich aufwärts krümmen; plötzlich eintretende Beleuchtung oder Steigerung der Helligkeit erzielt den entgegengesetzten Effect. Ueber die dabei stattfindenden Aenderungen der Gewebespannung ist weiter nichts bekannt.

als dass die grossen Blattstielkissen von Mimosa pudica bei eintretender Verdunkelung, wobei sie sich abwärts krümmen, steifer werden, ihre Gesammtspannung also sich steigert. — Damit eine Pflanze befähigt sei, periodische und paratonische Krümmungen zu machen, muss sie sich in einem besonderen Zustand befinden, der durch vorhergehende länger dauernde Beleuchtung hervorgerufen wird und im Finstern einige Tage lang andauert, ein Zustand, den ich als Photonus bezeichne, auch muss die Temperatur hinreichend hoch sein. — Von den heliotropischen Krümmungen (unter f.) unterscheiden sich die paratonischen dadurch, dass bei jenen die Krümmungsebene immer in der Ebene des wirksamen Lichtes liegt, während bei den paratonischen Krümmungen eine solche Beziehung nicht obwaltet, die Organe krümmen sich auf- und abwärts, das Licht mag von dieser oder jener Seite einfallen.

f) Heliotropismus. Werden Organe mit merklicher oder starker longitudinaler Gewebespannung auf der einen Seite stärker beleuchtet als auf der gegenüberliegenden, so krümmen sie sich in einer Ebene, welche von der Seite der stärksten Beleuchtung durch die Axe des Organs zur Seite der schwächsten Beleuchtung hinübergelegt zu denken ist. Liegt die Concavität des gekrümmten Organs auf der stärkst beleuchteten Seite, so ist das Organ positiv heliotropisch, ist die Concavität der Schattenseite zugewendet, so ist es negativ heliotropisch; das erstgenannte Verhalten zeigen die allermeisten im Wachsthum begriffenen aufrechten Internodien, Blattstiele und viele Wurzeln, welche in Luft oder Wasser wachsen (Zea, Callitriche, Lemna, Beta, Allium Cepa u. a.); negativ heliotropisch sind dagegen die schon älteren Internodien von Hedera Helix, Tropaeolum majus, die Ranken von Vitis, Ampelopsis u. a., die Wurzeln von Dracaena vivipara u. a. — Bei der heliotropischen Krümmung wird das Organ nicht verkürzt, sondern entweder beiderseits oder wenigstens auf der convexen Seite verlängert; die Verlängerung geschieht beim positiven Heliotropismus durch wirkliches Wachsthum der Gewebeschichten, was auf der convexwerdenden Schattenseite überwiegt; Epidermis und Parenchym der Schattenseite verlängern sich stärker, als die gleichnamigen Gewebe der Lichtseite und zugleich wird die Spannung zwischen Epidermis und Parenchym auf jener geringer, als auf dieser. Auch einzellige Schläuche (Characeen, Vaucherien) sind heliotropisch; bei ihnen versteht es sich von selbst, dass nur eine ungleichseitige Veränderung der Zellhaut, nicht aber des Turgors, Ursache der Krümmung ist. Wie diese mechanische Veränderung durch ungleichseitige Beleuchtung zu Stande kommt, ist noch unbekannt; die Bedingungen des negativen Heliotropismus und die mit ihm verbundene Aenderung der Gewebespannung harren ebenfalls noch einer genaueren Untersuchung. — Der positive Heliotropismus der Internodien pflegt allseitig gleichartig zu sein, die Blattstiele und Blattnerven dagegen verhalten sich auf der Oberseite anders als auf der Unterseite zum einfallenden Licht; darauf beruht die Fähigkeit der meisten Blätter, sich nicht nur dem Licht entgegen zu beugen, sondern auch die Oberseite ihrer Lamina so zu stellen, dass sie möglichst intensiv beleuchtet wird.

g) Auf- und Abwärtskrümmung (Geotropismus). Organe, welche im Längenwachsthum begriffen oder der Wiederaufnahme desselben fähig sind, streben sich so zu stellen, dass ihre Wachsthumsaxe mit dem Erdradius, also der Richtung der Schwerkraft, zusammenfällt. Dabei tritt ein ganz entgegengesetztes Verhalten ein, je nachdem der wachsende Theil aus spannungslosem Gewebe oder aus gespannten Schichten besteht; im ersteren Fall folgt das Gewebe einfach dem Zug der Schwerkraft, sein freies, überhängendes Ende sinkt abwärts, im anderen dagegen findet eine Aenderung des Wachsthums und der Gewebespannung derart statt, dass die Unterseite des horizontal gedachten Organs sich stärker verlängert, also nach abwärts convex wird und seine frei überhängende Spitze aufzurichten sucht. Einzellige Schläuche verhalten sich ebenso wie Gewebemassen; soweit ihre Zellhaut ohne Schichtenspannung ist, folgt sie wie eine weiche Substanz dem Zug der Schwere, so weit sie aus gespannten Schichten besteht, wächst ihre Unterseite bei horizontaler Lage stärker in die Länge und der Schlauch sucht sich aufwärts zu krümmen (Stämme und Rhizoiden der Nitellen). — Um die Thatsache, auf die es hier ankommt, rein aufzufassen, ist es

nöthig zu beachten, dass in der Pflanze alle Abstufungen der Gewebespannung bis zur völligen Spannungslosigkeit vorkommen, dass bei schwächerer Spannung das Streben zur Aufwärtskrümmung durch das Uebergewicht anhängender Theile überwogen werden kann; das spannungslose Gewebe der Wurzelspitze ist mehr oder minder durch die starre Wurzelhaube, das der jüngsten Internodien durch die umgebenden Blätter der Knospe vor dem krümmenden Einfluss der Schwere geschützt, auch wird bei gespannten Organen die Vertheilung der Spannungen im Inneren den Effect der Schwerkraft nach verschiedenen Seiten in verschiedener Weise hervortreten lassen. Auch sind gespannte Organe gleichzeitig dem Heliotropismus, der Nutation zugänglich, wodurch der Geotropismus überwunden oder modificirt werden kann. Die Beachtung dieser Umstände ergiebt, dass das Streben der Organe, ihre Wachsthumsaxe in den Erdradius zu stellen, auch dahin führen kann, sie factisch horizontal oder unter einem bestimmten Winkel schief zu stellen oder zu krümmen; man hat es in solchen Fällen mit den Resultirenden aus verschiedenen Componenten zu thun, vor Allem ist immer die an dem frei beweglichen Ende des Organs hängende Last in Rechnung zu bringen. — Wir sehen hier von diesen complicirten Verhältnissen ab und denken uns die am freibeweglichen Ende befindliche Last, wo es sich um Abwärtskrümmung spannungsloser Theile handelt, sehr gering; bei der Aufwärtskrümmung gespannter können wir uns, um den einfachsten Fall zu bekommen, die Belastung des freien Endes ganz wegdenken. Diesen Voraussetzungen entspricht einerseits z. B. das Gewebe der das Hymenium tragenden Lamellen und Röhren der Hutpilze; werden sie horizontal oder schief gestellt, so krümmen sie sich wie weicher Teig abwärts; die Spitze rasch wachsender Wurzeln ist von der starren Wurzelhaube vor Krümmung geschützt, unmittelbar hinter derselben aber ist das junge noch spannungslose Gewebe biegsam genug, um durch die Last der daranhängenden Wurzelspitze hinabgebogen zu werden;[1] ähnlich verhalten sich manche Sprosse (z. B. von Typha, Equisetum und viele andere); nur wird hier die Wurzelhaube durch die umhüllenden Knospenblätter ersetzt. Bleiben die aus der Knospe herausgetretenen Internodien spannungslos oder ist ihre Spannung gering, so werden sie durch die überhängende Last der Knospe abwärts gebogen; steigert sich aber die Gewebespannung, so krümmen sie sich aufwärts; Letzteres thun auch die von der Spitze entfernteren Theile der Wurzeln, sofern sie nicht durch die Last der sie bedeckenden Erde daran gehindert sind. Auch Blätter sind, so lange ihr Gewebe spannungslos ist, der passiven Abwärtskrümmung fähig, so z. B. das Cotyledonarblatt von Allium Cepa und Phoenix dactylifera nach Austritt der Wurzelspitze aus dem Samen; das Gewicht der letzteren beugt die spannungslose Blattscheide, wenn diese horizontal aus dem Samen sich hervorschiebt, abwärts (Sachs bot. Zeitg. 1863. Taf. III). — Bei der Abwärtskrümmung verhält sich das spannungslose oder sehr schwach gespannte Gewebe passiv, etwa wie ein Stück erweichtes Siegellack oder wie ein sehr biegsamer unelastischer Stab. Ganz anders ist es bei der Aufwärtskrümmung von Organen mit Schichtenspannung; werden sie horizontal gelegt und das eine (untere) Ende festgehalten, so krümmt sich das freie Ende aufwärts, bei Internodien oft so lange, bis es senkrecht steht. Es wird also die Last des freien, sich aufrichtenden Theils, der Schwere entgegen, hinaufgehoben, und bei kräftigen Organen mit hoher Gewebespannung reicht die Kraft hin, selbst namhaftere Lasten zu heben, z. B. die grosser Blätter und Früchte. Die Krümmung selbst und die dabei wirksame Kraft kommt nun zunächst dadurch zu Stande, dass die Unterseite des horizontal gelegten Organs sich durch Wachsthum stärker verlängert, als die Oberseite, wobei zugleich die Spannung zwischen den gedehnten und schwellenden Schichten auf der Unterseite geringer wird, als auf der Oberseite. Das Längenwachsthum der gleichnamigen Schicht steigert sich um so mehr, je weiter sie am horizontalen Organ nach unten liegen; wie diess unter dem Einfluss der Schwerkraft zu Stande kommt, ist noch nicht sicher festgestellt. Dass es aber die Schwerkraft ist, welche das Wachsthum eines horizontal oder schief gestellten Organs mit Schichtenspannungen in dieser eigenthümlichen Weise verändert, wird dadurch höchst wahrschein-

1) Vergl. Hofmeister; Bot. Zeitg. 1868. Nr. 16, 17.

lich, dass diese Organe sich überall auf der Erde entweder in den Erdradius selbst (viele Internodien, Baumstämme) oder in einen bestimmten Winkel zu diesen stellen. Lässt man eine keimende Pflanze langsam in einer verticalen Ebene continuirlich rotiren, so kommen alle Theile derselben bald mit der einen, bald mit der entgegengesetzten Seite nach unten, die krümmenden Wirkungen der Schwerkraft sowohl auf die passiven wie auf die gespannten Theile heben sich also gegenseitig auf. Die Richtung der Theile zeigt dann keine Beziehung zum Erdradius mehr.

h) Wirkung der Centrifugalkraft. Wenn ganze Pflanzen (z. B. Keimpflanzen) oder geeignete Pflanzentheile an die Peripherie eines rotirenden Körpers befestigt werden, der sich um eine horizontale oder verticale Axe so schnell dreht, dass eine merkliche Centrifugalkraft zur Geltung kommt, so wirkt diese richtend auf die Pflanzentheile ein;[1]) nennt man die vom Befestigungspunct der Pflanze zum Rotationscentrum gezogene Linie den Rotationsradius, so suchen sich die verschiedenen Pflanzentheile zu dem Rotationsradius gerade so zu orientiren, wie sie es sonst in Bezug auf den Erdradius thun, die Richtung der Centrifugalkraft (die mit dem Rotationsradius zusammenfällt) gewinnt für die Pflanze dieselbe Bedeutung, wie sonst die Richtung der Schwerkraft (Erdradius). Ganz rein tritt diese Thatsache nur dann hervor, wenn die Rotationsebene vollkommen vertical steht, weil dann die Wirkungen der Schwere, wie soeben unter g. erwähnt wurde, sich gegenseitig vernichten; es zeigt sich nun, dass die Wurzeln und andere sonst dem Erdcentrum sich zuwendenden Organe, der Richtung der Centrifugalkraft folgen und sich nach aussen wenden, sie stellen sich innerhalb der Rotationsebene in die auswärts gehende Verlängerung des Rotationsradius, die entgegengesetzte Richtung nehmen die mit Gewebespannung versehenen Organe an; waren sie vorher schief zum Rotationsradius gerichtet, so krümmen sie sich diesem concav zu, bis das freie Ende des Stengels z. B. nach dem Rotationscentrum hingerichtet ist. Die spannungslosen Gewebekörper, die sonst der Schwere folgen, werden also hinausgeschleudert, die gespannten erleiden ein stärkeres Wachsthum auf der auswärts gerichteten Seite, wie sonst auf der nach unten gerichteten.

Steht die Rotationsebene, innerhalb deren der Befestigungspunct der Pflanze liegt, dagegen horizontal, liegt also auch die Richtung der Centrifugalkraft an jedem Puncte der Peripherie horizontal (rechtwinkelig zur Schwerkraft), so wendet jeder rotirende Pflanzentheil immerfort dieselbe Seite dem Erdcentrum zu, die Wirkungen der Schwere summiren sich also in der Zeit in gleichem Sinne; zugleich aber macht sich auf dieselben Organe die Centrifugalkraft nach dem vorhin angegebenen Gesetz geltend und somit nimmt jeder Pflanzentheil eine Richtung an, welche aus der Richtung und Intensität beider Kräfte (Schwere und Centrifugalkraft) resultirt. Da die Schwerkraft hier als unveränderlich zu betrachten ist, so ist nur die andere Componente, die Schleuderkraft variabel, je rascher die Drehungsgeschwindigkeit wird, desto energischer tritt ihre Wirkung hervor; wenn z. B. bei einer gegebenen Rotationsgeschwindigkeit die Axe der rotirenden Pflanze sich unter einem Winkel von 45° zum Erdradius (also auch zum Rotationsradius) neigt, so wird ihre Neigung grösser z. B. 50° werden (also dann zum Rotationsradius nur 40°), wenn die Drehung sich beschleunigt und demzufolge die Schleuderkraft wächst. Die Wachsthumsaxe der Pflanze kann also, wenn sie an einer horizontal rotirenden Scheibe befestigt ist, jede beliebige Neigung zum Horizont annehmen, je nach der Drehungsgeschwindigkeit.

§ 3. Bewegung des Wassers in der Pflanze.[2]) Das Wachsthum der Pflanzenzellen ist immer mit Wasseraufnahme verbunden, nicht nur insofern es sich um die Vergrösserung des Saftraumes handelt, sondern auch das Wachs-

1) Der Widerstand der Luft muss dadurch beseitigt werden, dass die Pflanze in einem am Rotationsradius befestigten und verschlossenen Gefäss sich befindet.

2) Vergl. Sachs: Handbuch der Experimentalphysiologie p. 196 ff. und Nägeli und Schwendener: Das Mikroskop II. p. 364 ff.

thum der Haut und anderen organisirten Gebilde findet unter entsprechender Einschiebung von Wasserpartikeln zwischen die festen Moleküle statt. Den wachsenden Zellen und Geweben muss also Wasser zugeführt werden und wenn die das Wasser von aussen aufnehmenden Organe fern liegen, so wird die Bewegung in Folge des Wachsthums sich weit über die Verbrauchsorte hin erstrecken müssen. Ebenso wird in den Assimilationsorganen Wasser verbraucht, indem es den Wasserstoff zur Bildung der organischen Verbindungen liefert; den Reservestoffbehältern, in denen die assimilirten Verbindungen zeitweilig aufgespeichert werden, muss ebenfalls Wasser zugeführt werden, wenn es darauf ankommt, diese Stoffe wieder aufzulösen, damit sie den wachsenden Wurzelspitzen, Blättern und Stammspitzen als Baumaterial zuströmen können. Alle diese mit der Ernährung und dem Wachsthum nothwendig verbundenen Wasserbewegungen gehen langsam vor sich, wie das Wachsthum selbst; ihre Richtung wird im Allgemeinen bestimmt durch die gegenseitige Lage der das Wasser verbrauchenden und der es aufnehmenden und abgebenden Organe.

Bei den unter Wasser oder unter der Erde wachsenden Pflanzen, bei denen ein Verlust von Wasser nicht oder in ganz unerheblichem Grade stattfindet, hat es mit diesen Vorgängen sein Bewenden; fast ebenso ist es bei manchen Landpflanzen, die durch eine besondere Organisation vor der Verdunstung des einmal aufgenommenen Wassers beinahe vollständig geschützt sind, wie die Cactusarten, die cactusähnlichen Euphorbien, die Stapelien u. a., die eben desshalb an den trockensten Orten zu leben befähigt sind. Die grosse Mehrzahl der Pflanzen aber breitet ihre Belaubung mit grosser Flächenentwickelung in der Luft aus; sind die Blätter dabei zart, wie bei den meisten rasch wachsenden Pflanzen, so wird ihnen durch die Verdunstung ein sehr bedeutender Theil des Zellsaftwassers binnen kurzer Zeit entzogen, so dass im Laufe einer Vegetationsperiode die durch Ausdünstung entweichende Wassermenge das Vielfache von dem Gewicht und Volumen der Pflanze selbst betragen kann. Es versteht sich von selbst, dass diess nur insofern möglich ist, als der Verlust durch Aufnahme entsprechender Wasserquantitäten durch die Wurzeln gedeckt und das den Blättern entzogene diesen von dort her wieder ersetzt wird; so lange die Gewebe der transpirirenden Pflanze turgescent bleiben, muss die Zufuhr dem Verdunstungsverlust nahezu gleich sein; so lange daher die Verdunstung an den Blättern oder sonstigen Verdunstungsflächen continuirlich fortschreitet, wird auch eine beständige W a s s e r s t r ö m u n g von der Wurzel zu den Blättern hin stattfinden; bei Aufhören der Verdunstung (in sehr feuchter Luft, bei Benetzung der Blätter durch Thau und Regen, nach Abfall der Blätter u. s. w.) wird auch die Wasserströmung aufhören, sobald die etwa erschlafften Gewebe wieder turgescent geworden sind. Da die Verdunstung durch die höhere Temperatur der Luft, durch Trockenheit derselben und vor Allem durch Sonnenschein beschleunigt wird, und diese Umstände wechseln, so ist auch die Geschwindigkeit der Wasserströmung einem beständigen Wechsel unterworfen und es scheint sogar, als ob auch hier ausserdem eine von jenen Umständen unabhängige tägliche Periode sich geltend machte.

Die durch die Verdunstung hervorgerufene Wasserströmung hat, wie man sieht, keine unmittelbare Beziehung zu den Wachsthums- und Ernährungsprocessen; die Rosskastanien und andere Bäume, Sträucher und Stauden, die im Frühjahr nur eine bestimmte Anzahl von Blättern entwickeln und den Sommer

über keine weitere Vermehrung der Belaubung erfahren, transpiriren gerade während dieser Zeit am lebhaftesten, und gerade um diese Zeit ist die Wasserströmung am ausgiebigsten in ihnen; im Winter steht zugleich das Wachsthum und die Verdunstung und mit letzterer auch das Wasser im Gewebe still; bei dem Austreiben der Knospen geräth das Wasser zunächst nur insoweit in Bewegung, als es die Vergrösserung der wachsenden Organe verlangt, mit zunehmender Flächenentwickelung der Letzteren steigert sich aber auch wieder die Verdunstung und die Strömung beginnt von Neuem.

Während die für die Wachsthums- und Ernährungsprocesse nöthige Wasserbewegung nothwendig in den verschiedensten Gewebeformen stattfinden muss, im Parenchym und selbst im Urmeristem der Wurzelspitzen und Knospen sich vollzieht, ist es dagegen gewiss, dass die durch Verdunstung hervorgerufene Wasserströmung ausschliesslich im Holzkörper der Fibrovasalstränge sich bewegt; alles übrige Gewebe kann an irgend einer Stelle zerstört werden, ohne dass die Wasserströmung aufhört, wenn nur das Holz erhalten bleibt. Bei den Coniferen und Dicotylen mit einem compacten Holzkörper bewegt sich in Wurzel und Stamm ein einziger mächtiger Strom, der sich in den Zweigen und Blättern in immer engere Bahnen zertheilt; bei den Farnen und Monocotylen dagegen bewegt sich das strömende Wasser auch im Stamm schon in einzelnen engeren Bahnen, dem Verlauf der von einander isolirten Holzstränge entsprechend. — Dass gerade die verholzten Elemente des Xylems der Fibrovasalstränge die Strombahn darstellen, folgt nicht nur aus directen Beobachtungen, sondern auch aus der Thatsache, dass die Holzbildung um so mehr gefördert ist, je ausgiebiger die Verdunstung und je mächtiger der Wasserstrom einer Pflanze; bei den nicht verdunstenden submersen und subterranen Pflanzen unterbleibt die Verholzung des Xylems fast oder ganz; bei den Dicotylen und Coniferen, wo mit dem zunehmenden Alter die Verdunstungsfläche sich steigert, wird auch durch Verdickung des Holzkörpers die Strombahn jährlich erweitert. Die Blattkrone der Palmen behält von einer gewissen Zeit ab ungefähr dieselbe Grösse und dementsprechend behalten der Stamm und die in ihm verlaufenden Strombahnen (Holzbündel) ihren Querschnitt unverändert.

Die durch das Wachsthum sowohl, wie die durch Verdunstung hervorgerufenen Wasserbewegungen haben das Gemeinsame, dass sie nach den Orten des Verbrauchs hin gerichtet sind. Beginnt das Wachsthum oder die Verdunstung zu einer gewissen Zeit an einem bestimmten Punct, so werden zunächst die nächstliegenden Gewebetheile ihr Wasser hergeben, dann entferntere, dann noch entferntere, bis endlich die entferntesten Organe, im Allgemeinen die Wurzeln, das Wasser von aussen her aufnehmen müssen; die Bewegung greift also rückwärts von ihrem Ziel immer weiter um sich, schliesslich selbst über die Pflanze hinaus; die Form der Bewegung kann also, auch abgesehen einstweilen von den wahren Ursachen derselben, als eine s a u g e n d e bezeichnet werden. Es tritt diess besonders deutlich an abgeschnittenen belaubten Stämmen und Aesten hervor, welche mit der Schnittfläche in Wasser gestellt, durch den Holzkörper so viel Wasser aufsaugen, als eben zur Transpiration und Entfaltung neuer Blätter verbraucht wird; ein Druck von hintenher wirkt hierbei nicht mit.

Eine andere Bewegungsform des Wassers, die nicht auf Saugung, sondern auf einem Druck von hinten her beruht, wird dagegen von den Wurzeln vermit-

telt und zwar ganz unabhängig von dem Verbrauch des Wassers zum Zweck des Wachsthums oder der Verdunstung. Durchschneidet man den holzigen Stamm einer Landpflanze über der Wurzel und ist diese mit dem Boden in normaler Weise verwachsen, der Boden feucht und hinreichend warm, so tritt aus dem Querschnitt des Stammes Wasser hervor, es strömt Tage lang fort und die ausfliessenden Mengen können ein Vielfaches von dem Volumen des Wurzelstockes betragen. Dieser im Holz, und zwar vorzugsweise in den Hohlräumen der Gefässröhren aufsteigende Wasserstrom kann nur durch einen in den tieferen Theilen der Wurzel thätigen Druck bewirkt werden. Befestigt man ein Manometer von geeigneter Form an den Querschnitt, so zeigt sich, dass selbst bei kleineren und holzarmen Pflanzen (Tabak, Zea Mais, Urtica dioica u. a.) das austretende Wasser unter einem Drucke steht, der einer Quecksilbersäule von mehreren Centimetern Höhe das Gleichgewicht hält, bei manchen Holzpflanzen, wie z. B. der Rebe, kann dieser Druck 76 Ctm. Quecksilber (einen sogenannten Atmosphärendruck) erreichen. Es leuchtet ein, dass diese von den tieferen Wurzeltheilen ausgehenden Druckkräfte schon vor dem Durchschneiden des Stammes thätig waren; das Wasser konnte aber aus der unverletzten Pflanze nicht ausfliessen, insofern der Gegendruck der Gewebemassen den Druckkräften der Wurzel das Gleichgewicht hielt.

Bei vielen Pflanzen von geringer Höhe macht sich dieser Wurzeldruck dadurch bemerklich, dass an bestimmten Puncten der Blätter Wasser in Form von Tropfen herausgepresst wird, vorausgesetzt, dass nicht etwa durch lebhafte Verdunstung der innere Wasservorrath vermindert, und so der Druck aufgehoben wird. So treten an den Blatträndern und Blattspitzen vieler Gräser (besonders auffallend bei Zea Mais), Aroideen, Alchemillen u. a. Wassertropfen reichlich und wiederholt hervor, wenn durch Verdunkelung und Abkühlung der Luft die Transpiration vermindert, durch warmen, feuchten Boden die Thätigkeit der Wurzeln gesteigert wird. Bei manchen Pflanzen, wie Nepenthes, Cephalotus u. a. finden sich am Ende der Blätter wunderbare krugförmige Gebilde, an deren Grunde das Wasser ausgeschieden und in denen es angesammelt wird. Auch bei einzelligen oder aus Zellreihen bestehenden Pflanzen, wie den Mucorineen (Pilobolus crystallinus), Penicillium glaucum und grösseren Pilzen (Merulius lacrymans) wird Wasser in tropfbarer Form an den oberen Theilen ausgepresst, was durch die unteren wie Wurzeln fungirenden Theile aufgenommen und hinaufgedrückt wurde.

Indessen tritt tropfbare Flüssigkeit nicht selten auch an Stellen hervor, an denen sich ein von der Wurzel ausgehender Druck nicht mehr bethätigen kann; so scheiden die Nectarien der Blüthen, z. B. die von Fritillaria imperialis, auch dann noch Safttropfen aus, wenn der Stengel von der Wurzel abgeschnitten und einfach in Wasser gestellt ist; in diesem Falle müssen die Druckkräfte erst in den oberen Gewebemassen, vielleicht in der Blüthe selbst, zu Stande kommen, denn dem abgeschnittenen Stengel wird das Wasser nicht durch Druck, sondern durch Saugung zugeführt.

Nicht zu vergleichen mit diesen Erscheinungen ist das sogenannte Bluten abgeschnittener Holztheile im Winter; es tritt nur dann ein, wenn der abgeschnittene Ast oder das Stammstück vorher kalt und reichlich mit Wasser in den Hohlräumen des Holzes durchdrungen war; wird das Holzstück rasch erwärmt, so dehnen sich die Luftblasen, welche sich neben dem Wasser in den Holzzellen

und Gefässen vorfinden, aus, das Wasser entweicht dem so entstehenden Drucke, wo es eine Oeffnung findet, also am Querschnitt; wird das Holzstück wieder abgekühlt, so ziehen sich die Luftblasen im Innern desselben zusammen, das Wasser, welches mit dem Querschnitt in Berührung steht, wird eingesogen. Es ist leicht ersichtlich, dass diese durch Erwärmung und Abkühlung hervorgerufenen Ausdehnungen und Zusammenziehungen der Luftblasen im Holze auch dann wirksam sein müssen, wenn der Holzkörper eines Baumes unverletzt ist; es werden auf diese Weise Strömungen des in den Hohlräumen enthaltenen Wassers von den sich erwärmenden zu den sich abkühlenden Stellen hin eintreten und Spannungen sich geltend machen; das Alles aber nur so lange, als in den Hohlräumen des Holzkörpers neben Wasser auch Luftblasen sich finden, wie es im Winter und Frühjahr vor Entfaltung der Blätter und beginnender Verdunstung der Fall ist.

Die oben kurz charakterisirten Erscheinungen beruhen auf einem complicirten Zusammenwirken verschiedener Molekularkräfte; es ist aber bisher nicht oder nur zum Theil gelungen, bis in's Einzelne darüber Rechenschaft zu geben. Versucht man es, unter den der Physik bekannten Molekularkräften die hier möglicherweise wirksamen herauszuheben, so sind es zunächst folgende:

1) Die Diffusionskräfte (im engeren Sinn), d. h. die Anziehungen gelöster oder löslicher Stoffe zum Wasser, besonders in dem Falle, dass das Wasser und der gelöste Stoff auf verschiedenen Seiten einer permeablen Membran sich befinden (Diosmose).

2) Die Anziehung organisirter Körper, wie der Zellhaut, des Protoplasmas u. s. w. zum Wasser, also die Imbibitionskräfte; es handelt sich hierbei um das Eindringen des Wassers zwischen die Moleküle des festen Körpers, die dadurch auseinander gedrängt werden, nicht um das Eindringen in leere Hohlräume.

3) Die Anziehung der Wandoberfläche messbarer Hohlräume auf Wasser, welches hier adhärirend eine concave Oberfläche annimmt und in den Hohlraum vordringt; Capillarität (im gewöhnlichen Sinn).

Unter den in der Pflanze gegebenen Verhältnissen müssen diese Kräfte sich mit der Dehnbarkeit und Elasticität der Zellhäute combiniren, Spannungen zwischen Wasser und Zellhäuten hervorrufen, die endlich zur Filtration des Wassers durch die gespannte Haut führen können; bei der verschiedenen Gewebespannung und endosmotischen Eigenschaft verschiedener Gewebeschichten müssen ziehende und drückende Effecte auch auf grosse Wasser- und Gewebemassen sich geltend machen. Die Wirkungen der Diosmose und Imbibition hängen wesentlich von der Molekularstructur der Zellhäute und des Protoplasmas ab, die in dieser Hinsicht noch wenig bekannt ist; zumal die ganz eigenthümlichen, mit nichts Anderem vergleichbaren Diffusions- und Imbibitionseigenschaften des Protoplasmas sind noch viel zu wenig aufgeklärt, als dass man auch nur die Vorgänge in einer einzelnen Zelle, viel weniger die in einem differenzirten Gewebesystem in's Einzelne verfolgen könnte.

Die durch die neueren Forschungen gebotene Aufklärung über die oben genannten Vorgänge besteht weit weniger in einer Zerlegung der complicirten Erscheinungen in ihre einfachen Einzelvorgänge, als vielmehr in der Beseitigung früherer Irrthümer und in der engeren Umgrenzung des hier Möglichen, was hier des Näheren angedeutet werden soll.

a) Die langsamen Bewegungen des Wassers, wodurch dieses den assimilirenden (Wasser zersetzenden) und den wachsenden Zellen und Gewebemassen zugeführt wird, können theils auf die Anziehung der in den Zellen gelösten Stoffe zum umgebenden Wasser oder zu dem Zellsaftwasser benachbarter Zellen zurückgeführt werden; aber auch die Imbibition der Zellhäute und des Protoplasmas, die sich mit dem Alter und den chemischen Veränderungen in ihnen ändert, werden hier nothwendig mitwirken. Alle Diffusions- und Imbibitionsbewegungen beruhen auf der Störung des molekularen Gleichgewichts, die in den assi-

milirenden Zellen vorzugsweise durch den chemischen Process, in den wachsenden Organen vorwiegend durch die Erzeugung fester Substanz aus vorher gelöster bewirkt wird; der Anstoss zu den betreffenden Bewegungen wird durch den chemischen Process und die Wachsthumsvorgänge selbst gegeben, die so bewirkte zunächst auf einen Ort beschränkte Störung pflanzt sich auf immer weitere Entfernungen durch die Gewebe hin fort. — Es können aber auch Kräfte mitwirken, welche an entfernteren Theilen der Pflanze thätig, dahin streben, Wasser in die wachsenden und assimilirenden Zellen hineinzupressen; bei Pflanzen von geringer Stammhöhe wird der Wurzeldruck in diesem Sinne thätig sein, bei Pflanzen mit einem wasserreichen und zugleich luftführenden Holzkörper wird die Ausdehnung der Luft durch Erwärmung das Wasser unter Umständen gegen die genannten Orte hintreiben können (Bäume im Frühjahr). — Die von den auswachsenden Knospen selbst angeregte Bewegung des Wassers macht sich besonders deutlich dann geltend, wenn blättertragende Sprosse und Wurzeln aus gefällten Baumstämmen, in freier Luft liegenden abgewelkten Kartoffeln, Zwiebeln u. s. w. hervorwachsen, indem sie nicht nur die assimilirten Baustoffe, sondern auch das zum Wachsthum nöthige Wasser den älteren Gewebetheilen (Reservestoffbehältern) bis zu deren völliger Erschöpfung entziehen. Anderseits lässt sich aber auch durch das Experiment feststellen, dass ein künstlich angebrachter, von unten her wirkender Druck, der das Wasser in die Knospen zu treiben strebt, deren Entfaltung begünstigt und beschleunigt; es ist nicht zu bezweifeln, dass der Auftrieb des Wassers von der Wurzel her in gleichem Sinne wenigstens bei Pflanzen mit niedrigem Stamm wirkt, wenn auch für höhere Bäume ein derartiger unmittelbarer Einfluss der Wurzelkraft auf das Wachsthum der Gipfeltheile nicht anzunehmen ist.

b) Die durch Verdunstung angeregte, meist raschere Wasserströmung im Holzkörper kann nicht auf die Capillarität der Hohlräume der Holzzellen und Gefässe zurückgeführt werden, wenngleich diese Hohlräume vermöge ihrer Communication durch offene gehöfte Tüpfel ein continuirliches Capillarsystem von grosser Wirksamkeit für andere Zwecke darstellen. Das zur Deckung des Transpirationsverlustes aufsteigende Wasser bewegt sich aber nicht in den Hohlräumen des Holzes,[1] die gerade zur Zeit der stärksten Verdunstung, also der raschesten Strömung, fast nur Luft führen, sondern in der festen Substanz der Holzzellhäute selbst; die strömende Bewegung des aufsteigenden Wassers findet zwischen den festen Molekülen der organisirten Zellhäute statt, man könnte es eine intermolekulare Bewegung nennen; es ist das von den Zellhäuten imbibirte Wasser, welches wir uns als im Holzkörper aufwärts strömend denken müssen; indem die transpirirenden Gewebe der Blätter ihren Wasserverlust aus den nächsten Holzbündeln ersetzen, nehmen diese ein entsprechendes Quantum aus den nächst unteren Holzzellhäuten in sich auf, die ihrerseits wieder tiefer liegenden Wasser entziehen; so pflanzt sich die nach oben gerichtete Bewegung abwärts fort, bis endlich die untersten Holztheile ihren Wasserverlust aus den Wurzelsäften decken oder, wenn es ein abgeschnittener Ast ist, das Wasser an der Schnittwunde aufnehmen. Die ganze Bewegung wirkt also abwärts saugend. Indessen ist damit noch keine vollständige Einsicht gewonnen; der ganze Vorgang findet nämlich nur so lange statt, als die Pflanze oder der einzelne Ast lebendig ist; getödtet vertrocknen sie von oben her; das Holz eines durch Erfrieren, Vergiftung oder durch übermässige Wasserentziehung getödteten Baumes ist nicht mehr im Stande, das an den oberen Theilen ausdunstende Wasser in der eben genannten Weise emporzusaugen. Zwar haben die Untersuchungen Jamin's, Nägeli's und Schwendener's gezeigt, dass Holz, ebenso wie festgestampfte Stärkekörner (in einer Röhre oder dergl.) das Wasser mit einer Kraft einsaugen, die einem Druck von 5—6 Atmosphären[2]

1) Hierdurch ist natürlich auch jeder Gedanke daran, als ob die Endosmose das Wasser im Holzkörper emporhebe, ausgeschlossen; es folgt dies auch daraus, dass die Wasserströmung im Holz auch in umgekehrter Richtung stattfindet, z. B. wenn man einen belaubten Ast mit dem oberen Querschnitt in Wasser stellt.

2) Wahrscheinlich ist die Kraft der Imbibition viel grösser; trockene Stärkekörner erwär-

das Gleichgewicht hält, eine Kraft, die vollkommen hinreicht, es bis in die Gipfeltheile sehr hoher Bäume zu heben, allein die aufsteigende Bewegung des imbibirten Wassers ist nach den sinnreichen Versuchen Nägeli's und Schwendener's so langsam, dass es nicht im Stande ist, die der Verdunstung ausgesetzten Theile vor völliger Austrocknung zu schützen. Was nun aber den Holzkörper der lebenden Pflanze befähigt, das Wasser mit der genügenden Geschwindigkeit nachzuleiten, wodurch sich in dieser Hinsicht die lebende und todte Pflanze unterscheiden, das ist bis jetzt völlig unbekannt.

Wenn die Capillarität der Hohlräume für die Wasserströmung als unmittelbar unwirksam betrachtet werden muss, so kommt sie doch für andere, mit der Wasserbewegung in der Pflanze zusammenhängende Verhältnisse in Betracht. Im Winter und wohl auch bei anhaltend nassem Wetter im Sommer findet sich nämlich auch in den Hohlräumen des Holzes ziemlich viel Wasser, neben Luftblasen, welche die weiteren Räume einnehmen. Wie dieses Wasser in die höheren Theile der Bäume gelangt, ist noch unbekannt, festgehalten wird es aber entschieden durch capillare Kräfte. Wären alle Hohlräume des Holzes mit Wasser völlig erfüllt, so würde dieses auf die Wandungen der untersten Holztheile eines hohen Baumes einen sehr bedeutenden hydrostatischen Druck ausüben und bei Durchschneidung des Stammes ausfliessen;[1] dass beides meist nicht geschieht, das Wasser aus den Hohlräumen nicht ausfliesst, beruht auf der Gegenwart der Luftblasen; das Wasser in den Holzcapillaren bildet nicht continuirliche Fäden, es ist vielmehr durch die Luftblasen und durch die eigenthümliche Form der Capillaren zerstückelt, und Jamin (vor ihm schon Mongolfier) hat gezeigt, dass wenn in einem Capillarrohr eine durch Luftblasen zerstückelte Wassersäule enthalten ist, diese einen hohen Grad von Unbeweglichkeit annimmt, einseitigem Druck und Zug kräftig widersteht. Zugleich erklärt sich aus den genannten Umständen das Bluten abgeschnittener kalter Holztheile, wenn sie erwärmt werden, oder angebohrter Stämme von Birken, Zuckerahorn u. a., aus denen das Wasser so lange fliesst, als eine Temperatursteigerung stattfindet; in diesen Fällen wird das capillar festgehaltene Wasser durch die Ausdehnung der Holzluft ausgetrieben, der Ausfluss hört auf, wenn diese sich durch Abkühlung zusammenzieht.

c) Der Auftrieb des Wassers aus der Wurzel in den Stamm dürfte wohl die complicirteste der hier betrachteten Erscheinungen sein; es handelt sich darum, zunächst zu erklären, wie aus den offenbar saugenden Wirkungen der Wurzeloberfläche eine Druckkraft zu Stande kommt, welche hinreicht, das Gewicht einer Wassersäule von einigen Ctm. bis zu mehr als drei Metern Höhe zu tragen. Es ist nun zunächst gewiss, dass das an der Schnittwunde des Stammes oder des Wurzelstockes ausfliessende Wasser sich in den Gefässen und sonstigen Hohlräumen des Holzes bewegt, es ist selbstverständlich, dass die Capillarität derselben einem Ausfluss eher hindernd entgegenwirkt, ihn aber nicht veranlassen kann, dass also das oben ausquellende Wasser durch eine Vis a tergo herausgetrieben wird. Es leuchtet ferner ein, dass das aus dem Holz ausfliessende Wasser aus dem Parenchym und Epidermiszellen der Wurzelrinde stammt, die es schliesslich aus dem Wasser des umgebenden Erdreiches aufsaugen. Die Frage lässt sich also dahin zuspitzen: wie geschieht es, dass das an der Wurzeloberfläche aufgesogene Wasser, aus den aufsaugenden Zellen in die tiefer liegenden Parenchymzellen übergehend, endlich in die offenen Holz- und Gefässzellen austritt und sogar noch mit bedeutender Kraft in diese hinausgepresst wird. — Zur Beantwortung dieser Frage würde man zunächst annehmen können, dass irgend ein Körper in den Epidermis- und Parenchymzellen vorhanden sei, welcher das Bodenwasser mit sehr bedeu-

men sich, wenn sie Wasser von gleicher Temperatur imbibiren, um 2—3° C.; (siedendes) Wasser wird durch einen Druck von 10 Atmosphären nur um 0,078° C. erwärmt. Da nun die Erwärmung durch Imbibition wahrscheinlich auf Verdichtung des Wassers beruht, so erlauben diese Angaben einen Schluss auf die enorme Kraft der Imbibition.

1) So ist es in manchen Fällen wirklich, bei manchen tropischen Schlingpflanzen, bei der Rebe im Frühjahr.

tender Gewalt durch die Zellhäute einsaugt, die Zellen in den höchsten Turgor versetzt; man kann ferner annehmen, dass die Zellwände nach der Oberfläche der Wurzel hin anders organisirt sind, als auf der dem Gefässstrang zugekehrten (inneren) Seite; dass die Aussenseite jeder Zelle wohl den endosmotischen Strom hindurchlässt, dabei aber einen viel grösseren Filtrationswiderstand bietet, als die Innenseite derselben Zellhaut; vermöge des Turgors würde dann die Spannung zwischen Zellhaut und Zellsaft in einer Zelle allseitig gleich sein, aber nur auf der äusseren Seite würde Wasser eintreten, nur auf der inneren austreten können. Der Annahme einer derartig verschiedenen Molecularstructur an verschiedenen Stellen einer Zellhaut steht allerdings gegenwärtig nichts entgegen, erwiesen aber ist sie freilich nicht. — Diess zugegeben, käme es nun darauf an, den Körper innerhalb der Zellen kennen zu lernen, der das Bodenwasser mit so grosser Kraft anzieht, dass dadurch der hier verlangte hohe Turgor eintritt; die Anziehung, die Einsaugung des Wassers in die Zellen muss offenbar so stark sein, dass sie nicht nur den Filtrationswiderstand der Zellhaut auf der Innenseite, sondern auch noch den Druck der in den Gefässen stehenden Wassersäule überwindet. Ob man den fraglichen Körper als einen in Zellsaft gelösten betrachten darf, ist jedenfalls fraglich, zumal bei der anscheinend meist sehr geringen Concentration des Zellsaftes des Wurzelparenchyms erscheint eine endosmotische Wirkung von so grosser Kraft zweifelhaft; man könnte hier in Ermangelung genauerer Kenntnisse einstweilen mit Recht an die eigenthümlichen, allerdings noch wenig gekannten Eigenschaften des Protoplasmas denken, was hier übrigens nicht weiter begründet werden kann.

Dass der hier angedeutete Gedankengang sich nicht allzuweit von der Wahrheit entfernt, das zeigen die Tropfenausscheidungen an den oberen Theilen wenig zelliger Pilze, wie z. B. bei Pilobolus crystallinus, und bis zu einem gewissen Grade gelingt es sogar, die wichtigste Voraussetzung, nämlich die Filtration unter dem Drucke des endosmotisch aufgesogenen Wassers durch das Experiment zu bestätigen (Sachs: Handbuch der Experim.-Physiol. p. 207).

§ 4. **Bewegungen der Gase in den Pflanzen**[1]. Jede wachsende oder sonst in Lebensthätigkeit begriffene Pflanzenzelle nimmt beständig atmosphärischen Sauerstoff in sich auf und giebt dafür ein ungefähr gleiches Volumen Kohlensäure zurück. Die chlorophyllhaltigen Zellen haben zudem noch die Fähigkeit, unter dem Einflusse des Sonnenlichts Kohlensäure von aussen her in sich aufzunehmen und gleichzeitig ein fast gleiches Volumen Sauerstoff (gemengt mit Stickstoff) abzuscheiden. Entsprechend der Ausgiebigkeit der chemischen Processe, welche innerhalb der Zellen stattfinden, sind die dadurch veranlassten Bewegungen der Gase von sehr verschiedener Geschwindigkeit; die Bildung von Kohlensäure auf Kosten des atmosphärischen Sauerstoffs findet zwar beständig und in allen Zellen statt, aber die Quantitäten, um die es sich hier handelt, sind gering im Vergleich zu den grossen Mengen von Kohlensäure, welche in den grünen Geweben zersetzt werden und für welche gleiche Volumina Sauerstoff austreten; eine Vorstellung von der Ausgiebigkeit des letztgenannten Vorgangs gewinnt man durch Beachtung der Thatsache, dass ungefähr die Hälfte des Trockengewichts der Pflanzen aus Kohlenstoff besteht, der seinerseits durch Zersetzung atmosphärischer Kohlensäure in den chlorophyllhaltigen Geweben unter Mitwirkung des Lichts gewonnen wird.

Sauerstoff und Stickstoff sind bekanntlich permanente Gase, die Kohlensäure ist es innerhalb der Grenzen der Vegetationstemperatur und noch weit unterhalb derselben; der Wasserdampf (Wassergas) dagegen wird innerhalb dieser Gren-

1) Sachs: Handb. der Experim.-Physiol. p. 243.

zen aus flüssigem Wasser erst erzeugt und selbst unter Umständen wieder in flüssiges Wasser zurückverwandelt; abgesehen von diesem Unterschiede, verhält sich der Wasserdampf übrigens bezüglich der hier zu betrachtenden Verhältnisse ähnlich wie jene Gase.

Je nachdem es sich nun darum handelt, ob die Gase eine geschlossene Zellhaut durchdringen, sich im Zellsaft verbreiten, in das Protoplasma, die Chlorophyllkörner u. s. w. eindringen oder aus ihnen austreten, oder ob sie im elastischen Zustande die Intercellularräume, Gefässröhren, saftfreie Zellen oder grosse Lufträume zwischen den Geweben erfüllen, ist die Form ihrer Bewegung entweder eine moleculare Diffusionsbewegung oder eine ausschliesslich auf der Expensivkraft beruhende Massenbewegung; jene Diffusionsbewegungen streben dahin, Gleichgewichtszustände herbeizuführen, welche von dem jeweiligen Absorptionscoëfficienten des Gases für eine bestimmte Zellflüssigkeit, von dem Molecularzustand der Zellhaut u. s. w., von der Temperatur, dem Luftdruck abhängen; diese Bedingungen aber ändern sich beständig und noch mehr wird das etwa erzielte Gleichgewicht durch die chemischen Umsetzungen, auf denen der Stoffwechsel, die Assimilation und das Wachsthum beruht, beständig gestört, so dass Ruhezustände nur selten eintreten können; der gewöhnliche Zustand der in den Zellen diffundirten Gase in der Pflanze ist der der Bewegung.

Aber auch die in den Hohlräumen der Pflanze befindlichen Gasmassen sind für gewöhnlich nicht in Ruhe; durch die Entbindung von Kohlensäure oder Sauerstoff in den Zellen, oder durch deren Absorption wird das Gleichgewicht auch in den benachbarten Hohlräumen gestört, ebenso wirken Aenderungen des Luftdruckes und der Temperatur; auch die Biegungen der Stengel und Blattstiele unter dem Winde bewirken Pressungen und Dilatationen der die Hohlräume erfüllenden Gase, die ihrerseits zu Gasströmungen im Innern Anlass geben. Die Geschwindigkeit der Bewegung in den Hohlräumen wird je nach der Weise derselben eine sehr verschiedene sein; innerhalb der sehr engen Intercellularräume des gewöhnlichen Parenchyms wird die Bewegung selbst unter namhaftem Druck eine langsame und wenig ausgiebige sein, gegenüber den raschen Strömungen, die in den grossen Intercellularen der meisten Laubblätter und ähnlicher Organe, oder gar in den weiten Luftcanälen hohler Stengel oder in den Lacunen des Gewebes der Wasserpflanzen möglich sind.

Versucht man es, von diesen allgemeinen Gesichtspuncten ausgehend, die gewöhnlicheren Vorkommnisse in bestimmteren Umrissen darzustellen, so wäre ungefähr Folgendes hervorzuheben:

a) Die einzelne Zelle, sowie die Glieder einer Zellreihe, Zellfläche, wie man sie bei Algen, Pilzen Moosen findet, sind dadurch ausgezeichnet, dass sie unmittelbar an ihrer Oberfläche mit der Luft oder mit dem gashaltigen umgebenden Wasser sich in Berührung finden. Es kommt hier also wesentlich nur darauf an, dass die Gase durch Diffusionsbewegungen in die Zelle ein- und aus ihr wieder austreten. Ist z. B. eine derartige chlorophyllreiche Zelle dem Sonnenlichte ausgesetzt, so wird die von ihr absorbirte Kohlensäure zersetzt, es dringt daher beständig neue Kohlensäure von aussen ein, weil so die Sättigung der Zellsäfte mit diesem Gase verhindert wird, dagegen wird immerfort Sauerstoff entbunden, der Zellsaft empfängt mehr als er halten kann und giebt den Ueberschuss durch Diffusion nach aussen hin ab; so stellen sich also unter den genannten Bedingungen zwei entgegengesetzte, moleculare Strömungen her, welche die Zellhaut, das Protoplasma und den Zellasft durchsetzen; indem sich kohlenstoffhaltige Producte in der Zelle auf Kosten der zersetzten Kohlensäure

bilden, ist zugleich diese Zersetzung selbst die Ursache, dass immer neue Mengen von Kohlensäure in die Zelle hineindiffundiren; je schneller die Zersetzung derselben, desto rascher ist auch der Ersatz. — Aehnlich, aber entgegengesetzt, gestalten sich die Verhältnisse bei der chlorophyllhaltigen Zelle im Finstern, und bei chlorophyllfreien Zellen jederzeit, indem sie Sauerstoff aufnehmen und Kohlensäure bilden, nur ist der Vorgang ein viel langsamerer, viel weniger ausgiebig. — Die Zelle wirkt wie ein Anziehungscentrum für das Gas, welches in ihr zersetzt, wie ein Abstossungscentrum für das Gas, welches in ihr erzeugt wird. — Diese Regel gilt nun auch für die einzelnen Zellen eines Gewebekörpers, nur dass in diesem Falle die Verhältnisse complicirter werden, insofern die Diffusionsströmungen der Gase nicht mehr zwischen den Zellen und einer verhältnissmässig unendlich grossen äusseren Gasmasse, sondern zwischen Zellen und Zellen einerseits, zwischen Zellen und beschränkten inneren Lufträumen andererseits stattfinden.

b) Unter den aus Gewebemassen bestehenden Pflanzen sind zunächst die s u b m e r s e n W a s s e r p f l a n z e n desshalb von besonderem Interesse, weil bei ihnen die Intercellularräume nicht durch zahlreiche Spaltöffnungen nach aussen münden, sondern mit grossen Hohlräumen communiciren, welche im Innern des Gewebes durch Auseinanderweichen ausgedehnter Zellschichten, oder durch Zerreissung entstehen; ähnlich verhalten sich auch die unterirdischen Stämme der Equiseten und vieler Sumpfpflanzen. Unverletzte Pflanzen dieser Art sind nach aussen hin luftdicht abgeschlossen, die in den Hohlräumen sich sammelnden Gase können nur aus den umgebenden Geweben stammen, die ihrerseits aus dem umspülenden Wasser Sauerstoff, Stickstoff und Kohlensäure durch Gasdiffusion aufnehmen; diese Gase werden nicht ohne Weiteres durch die Gewebeschichten hindurch diffundiren, sondern innerhalb derselben verändert; einmal in den Binnenräumen angesammelt, werden sie noch ferner von den chemischen Processen in den umgebenden Geweben beeinflusst. Eine chlorophyllhaltige submerse Wasserpflanze nimmt z. B. unter dem Einflusse des Sonnenlichts von aussen her Kohlensäure auf und wenigstens ein Theil des abgeschiedenen Sauerstoffs sammelt sich in den Binnenräumen; bei eintretender Verdunkelung hört dieser Vorgang auf, der angesammelte Sauerstoff wird nun von den Gewebeflüssigkeiten absorbirt und nach und nach in Kohlensäure verwandelt, die ihrerseits in die Hohlräume zurück, aber auch zum Theil durch die Gewebeschichten hindurch in das umgebende Wasser diffundiren kann. Diess, sowie die verschiedenen Diffusionsverhältnisse der Gase bewirken, dass die in den Binnenräumen enthaltene Luft im Allgemeinen eine ganz andere quantitative Zusammensetzung hat, als die des umgebenden Wassers, dass diese Zusammensetzung einem beständigen Wechsel unterworfen ist. Aber nicht blos die chemische Zusammensetzung des Gases in den Hohlräumen wird auf diese Weise verändert, auch der Druck unterliegt Schwankungen; sammelt sich bei hinreichender Beleuchtung in den Hohlräumen der aus den grünen Geweben entbundene Sauerstoff rasch an, so geräth das Gas unter hohen Druck, es entweicht bei Verletzung der umgebenden Gewebeschichten mit Gewalt. Die grössere Diffusionsgeschwindigkeit der Kohlensäure und ihre langsamere Entstehung im Gewebe unter den hier obwaltenden Verhältnissen lässt dagegen eine stärkere Spannung derselben in den Hohlräumen der verdunkelten Pflanze nicht leicht zu Stande kommen.

In mehr untergeordneter und secundärer Weise betheiligt sich das atmosphärische Stickgas an allen diesen Vorgängen; zwar fehlt es der in den Hohlräumen enthaltenen Luft niemals, gewöhnlich ist es in grossen Quantitäten neben Kohlensäure und Sauerstoff vorhanden; so namhaften und raschen Schwankungen und Bewegungen wie diese unterliegt es aber nicht da es bei dem Stoffwechsel im Gewebe weder verbraucht noch entbunden wird.

c) Die L a n d p f l a n z e n unterscheiden sich von den Wasserpflanzen dadurch, dass ihre inneren Hohlräume, sofern sie vorhanden sind[1]), durch die Spaltöffnungen der Epidermis mit der Atmosphäre unmittelbar communiciren. Die anatomischen Befunde zeigen un-

1) Grosse Pilzkörper und Flechten sind zwar ohne Spaltöffnungen, ihre innere Luft (zwischen den Hyphen) steht aber gewiss wenigstens stellenweise durch Lücken zwischen den

mittelbar, dass diese Organe nur die Ausführungsgänge der Intercellularräume sind, die in der ganzen Pflanze zusammenhängen, Versuche haben gelehrt, dass diese ihrerseits mit den Hohlräumen der Gefässe und Holzzellen stellenweise in offener Verbindung stehen. Die grossen, auch bei Landpflanzen (hohlen Stengeln, Blättern, Früchten u. s. w.) häufigen Lufthöhlen, die Holzröhren (Gefässe), Holzzellen, die meist äusserst engen capillaren Intercellularräume des Parenchyms bilden also ein System unter sich communicirender lufterfüllter Hohlräume die sämmtlich unten an der Wurzel geschlossen sind, oben aber an den Blättern, Internodien u. s. w. durch unzählige, äusserst enge capillare Oeffnungen, die Spaltöffnungen, nach aussen münden.

Was unter b) von den Veränderungen der Binnenluft in den Hohlräumen der Wasserpflanzen gesagt wurde, gilt im Allgemeinen auch von der der Landpflanzen, aber die Ausgleichung der Druckdifferenzen an verschiedenen Stellen eines grossen Pflanzenkörpers wird hier durch die Gefässröhren, die Ausgleichung zwischen innerer und äusserer Luft, durch die Spaltöffnungen begünstigt. Allein diese Ausgleichung geht im Allgemeinen ungemein langsam von Statten, weil die Spaltöffnungen bei ihrem sehr geringen Durchmesser in kurzer Zeit nur geringe Gasvolumina durchströmen lassen; es können daher trotz der offenen Verbindung, die sie herstellen, doch zeitweilig namhafte Druckdifferenzen und grosse Verschiedenheiten in der Mischung der inneren und äusseren Gase vorhanden sein, ähnlich wie bei den Wasserpflanzen. Uebrigens ist nicht zu verkennen, dass Gewebeschichten, in denen ein rascher Gasaustausch vor sich geht, mit einer an Spaltöffnungen reicheren Epidermis überzogen sind, als solche, die bei langsamem Wachsthum und Stoffwechsel einen minder ausgiebigen Gasaustausch brauchen; dazu kommt noch, dass Organe mit dünner Cuticula besser befähigt sind, ihren Gaswechsel durch Gasdiffusion zu bewirken als solche, deren Epidermis eine dickere Cuticula besitzt, welche den Gasdiffusionsstrom verlangsamt; daher erklärt es sich, dass die Wurzeln keine Spaltöffnungen brauchen, da sie bei langsamer Massenzunahme und bei der dünnwandigen, schwach cuticularisirten Epidermis den Austausch von Sauerstoff und Kohlensäure durch Diffusion allein bestreiten können, während die Laubblätter bei dicker Cuticula zahlreiche Spaltöffnungen brauchen, um die grossen Volumina von Kohlensäure gegen eben so grosse von Sauerstoff im Sonnenscheine schnell auszutauschen. Auch rasch wachsende chlorophyllfreie Schmarotzer und Blüthen besitzen, wenn auch spärlicher, Spaltöffnungen, weil sie viel Sauerstoff aufnehmen und Kohlensäure ausscheiden. — Wenn an älteren Stammtheilen und Wurzeln die Epidermis durch Korkperiderm ersetzt wird, so sind sie äusserlich (abgesehen von etwaigen Rissen) nicht nur im gewöhnlichen Sinne luftdicht abgeschlossen, sondern auch der Gasaustausch durch Diffusion hört dann so gut wie ganz auf; dieser Fall tritt aber nur bei solchen Pflanzentheilen ein, deren Fibrovasalstränge luftführende Gefässe, meist auch luftführende Holzzellen bilden, durch welche also von innen her ein Gasaustausch mit dem von Kork umhüllten Parenchym vermittelt wird; so ist es zumal bei den Stämmen der holzigen Dicotylen uud Coniferen. — Diese Betrachtungen beziehen sich zunächst auf den Austausch von Kohlensäure und Sauerstoff, sie gelten aber auch zum grossen Theil für den Wasserdampf. Die Verdunstung des Vegetationswassers, deren Folgen für die Wasserströmung wir im vorigen Paragraph kennen lernten, wird durch Korkperiderm und Borke vollständig verhindert, durch cuticularisirte Fpidermiszellen wenigstens sehr verlangsamt; da die in der Luft befindlichen Pflanzentheile mit einem oder dem anderen dieser Hauptgebilde bedeckt sind, so wird die Verdunstung überhaupt im Allgemeinen nur nebenbei von der Oberfläche derselben ausgehen, der grössere Theil des Wasserdampfes, den diese Pflanzentheile verlieren, entsteht offenbar aus den durchtränkten Zellwänden im Innern des Gewebes, da wo jene an Intercellularräume und an grössere Luftlücken angrenzen; sind diese Räume mit Wasserdampf gesättigt, so hört die Verdunstung auf; ist aber die äussere Luft relativ trocken, so diffun-

oberflächlichen Hyphen mit der umgebenden Luft in Verbindung; die Laubmoosstengel besitzen weder innere Hohlräume noch Spaltöffnungen, die Sporenkapsel derselben beides.

dirt der Wasserdampf durch die Spaltöffnungen hinaus, die inneren Zellhäute können von Neuem Wasserdampf in die Binnenräume abgeben und so fort; wird das verdunstende Gewebe z. B. durch Sonnenschein stärker erwärmt, so erfolgt die Dampfbildung im Innern rascher und die höhere Dampfspannung bewirkt ein rascheres Ausströmen des Dampfes durch die Intercellularen und Spaltöffnungen.

Solche Oberflächen von Pflanzenorganen, welche mit Wasser in beständiger Berührung stehen, können keinen Wasserdampf aus so feinen Oeffnungen, wie die der Hautporen, unter den hier geltenden Temperaturverhältnissen entlassen; die Spaltöffnungen fehlen daher auch aus diesem Grunde an submersen Pflanzen oder sie kommen doch nur gelegentlich vor; besonders lehrreich sind in dieser Hinsicht die auf Wasser schwimmenden Blätter, z. B. der Nymphaeen u. a., die auf der benetzten Seite keine oder sehr wenige, auf der der Luft zugewendeten Oberseite viele Spaltöffnungen besitzen; es fällt diess um so mehr auf, als die ganz in der Luft befindlichen Laubblätter gewöhnlich auf der Unterseite mehr Spaltöffnungen haben, als auf der oberen, wo sie zuweilen ganz fehlen.

Zweites Kapitel.

Chemische Vorgänge in der Pflanze.

§ 5. **Die Elementarstoffe der Pflanzennahrung**[1]. Wenn man das jeden lebenden Pflanzenkörper durchtränkende Wasser bei 100 bis 110° C. so lange verflüchtigt, bis kein weiterer Gewichtsverlust mehr bemerkt wird, so bleibt die gewöhnlich zerreibliche, pulverisirbare Trockensubstanz zurück, welche bei reifen Samen meist ungefähr $^8/_9$, bei Keimpflanzen nach Verbrauch der Reservestoffe meist unter $^1/_{10}$ des Lebendgewichts beträgt, im späteren Verlauf der Vegetation gewöhnlich auf $^1/_5$ bis $^1/_3$ des Gewichts der lebenden Pflanze steigt, bei untergetauchten Wasserpflanzen und manchen Pilzen aber oft weniger als $^1/_{10}$, zuweilen selbst nur $^1/_{20}$ desselben erreicht. Diese hier nur angedeuteten Werthe wechseln je nach der Natur und dem Alter der Pflanze und einzelner Organe in weiten Grenzen.

Wird die Trockensubstanz der Pflanze unter Zutritt von Sauerstoffgas der Glühhitze ausgesetzt, so verbrennt der bei Weitem grösste Theil derselben und als Verbrennungsproducte entweichen vorwiegend Kohlensäure und Wasserdampf; der nun abermals zurückbleibende Rest, ein meist feines, weisses Pulver, ist die Asche, welche gewöhnlich nur wenig Procente der Trockensubstanz ausmacht; ein Verhältniss, welches ebenfalls mit der specifischen Natur der Pflanze, der Art und dem Alter der einzelnen Organe grossen Schwankungen unterliegt.

Die chemische Analyse des verbrennlichen Theils der Trockensubstanz zeigt nun, dass er bei allen Pflanzen aus Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff und Schwefel besteht; der letztere bleibt aber bei der Verbrennung in Form von Schwefelsäure an die Basen der Asche gebunden in dieser zurück.

1) Vergl. Sachs: Handbuch der Experimental-Physiologie, Abhandl. V und VI. — Von der dort genannten Literatur ist dem Anfänger besonders Franz Schulze's »Lehrbuch der Chemie f. Landwirthe« (Leipzig 1853) und Rochleder's »Chemie und Physiologie der Pflanzen« (Heidelberg 1858) zu empfehlen. — Sehr brauchbar ist auch E. Wolff's »Die mittlere Zusammensetzung der Asche aller land- und forstwirthsch. wichtigen Stoffe« (Stuttgart 1865).

In der Asche findet man ausserdem ohne Ausnahme Kalium, Calcium, Magnesium, Eisen, Phosphor; — gewöhnlich auch Natrium, Lithium, Mangan, Silicium, Chlor; — bei Meerespflanzen ausserdem auch Iod und Brom.

Diesen Bestandtheilen ist zuweilen, in seltenen Fällen oder unter besonderen Umständen in sehr kleinen Quantitäten beigemengt: Aluminium, Kupfer, Zink, Kobald, Nickel, Strontium, Barium.

Auf die Gegenwart sehr kleiner Mengen von Fluor in den Pflanzen schliesst man aus der Anhäufung von Fluorcalcium in den thierischen Körpern, die sich sämmtlich mittelbar oder unmittelbar von den Pflanzen ernähren.

Als Nährstoffelemente hat man nun selbstredend nur diejenigen zu betrachten, welche für den Ernährungsprocess einer Pflanze unumgänglich nöthig sind, während Stoffe, welche die Analyse in den Pflanzen zwar nachweist, die aber auch fehlen können, ohne dass die Ernährung gestört wird, als zufällige Beimengungen gelten.

Als unentbehrliche eigentliche Nährstoffe sind aber in erster Linie die Elemente der verbrennlichen Substanz, die in allen Pflanzen ohne Ausnahme vorkommen, der Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff und Schwefel zu nennen, weil sie zur chemischen Formel des Zellstoffs und der Eiweissstoffe, die das Protoplasma bilden, gehören, weil also ohne diese Stoffe die Pflanzenzelle selbst undenkbar wäre.

Dass ferner auch Kalium, Calcium, Magnesium, Eisen, Phosphor unentbehrliche Elemente der Pflanzennahrung sind, ist aus ihrem ganz allgemeinen Vorkommen in den Pflanzen und noch mehr aus der durch Vegetationsversuche festgestellten Thatsache zu schliessen, dass die Ernährung und das Wachsthum jeder bisher darauf untersuchten Pflanze unmöglich oder abnorm wird, wenn eines dieser Elemente in dem Nährstoffgemenge fehlt.

Für das Natrium, Mangan, Silicium ist dieser Beweis noch nicht erbracht, es scheint eher, dass sie für den Chemismus der Ernährung entbehrlich sind. — Die Unentbehrlichkeit des Chlors für die vollständige Ernährung von Polygonum Fagopyrum wurde von Nobbe und Siegert durch Vegetationsversuche dargethan. Ob Iod (und Brom) für die Meerespflanzen, in denen sie vorkommen, die Bedeutung echter Nährstoffe haben, ist noch nicht ermittelt. — Die oben zuletzt genannten Stoffe können bei der Art ihres Vorkommens einstweilen als hier unerheblich bei Seite gelassen werden.

Man hat es demnach bei allgemeineren Betrachtungen über die Ernährung der Pflanzen vorwiegend mit folgenden Elementen zu thun:

Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff, Schwefel;
Kalium, Calcium, Magnesium, Eisen;
Phosphor, Chlor;

denen unter Umständen noch Natrium und Silicium beizuzählen sind.

Die physiologische Bedeutung dieser Elementarstoffe ist nun verschieden; die in der ersten Reihe genannten setzen, wie erwähnt, den grössten Theil der Pflanzensubstanz zusammen, sie bilden vorwiegend den organisirten und organisirbaren Theil des Pflanzenleibes, jeder einzelnen Zelle; ihre Bedeutung liegt also zunächst und im Allgemeinen darin, dass sie die eigentlichen Baustoffe für den Gestaltungsprocess der Pflanze liefern. Die Aschenbestandtheile dagegen treten schon ihrer weit geringeren Menge wegen in dieser Hinsicht mehr zurück und ihre

Bedeutung scheint im Allgemeinen wesentlich darin zu liegen, dass sie bei den chemischen Umsetzungen in der Pflanze, bei der Assimilation und dem Stoffwechsel bestimmte chemische Zersetzungen und Verbindungen einleiten, in deren Folge das weit massenhaftere, verbrennliche Baumaterial aus den erstgenannten fünf Elementen gebildet wird.

Der Kohlenstoff ist in jeder organischen Verbindung enthalten; je nach der Art derselben in verschiedenem Quantum; von (der Gesammtmasse) der Trockensubstanz der ganzen Pflanze besteht aber gewöhnlich ungefähr die Hälfte des Gewichts aus Kohlenstoff. Zieht man die ausserordentlich grosse Menge der Pflanzensubstanz in Betracht, welche jährlich neu gebildet wird, so wird die Thatsache um so merkwürdiger, dass diese ungeheure Menge von Kohlenstoff aus der Kohlensäure der Atmosphäre stammt, in welcher im Mittel nur 0,0004 Kohlensäure enthalten ist. — Nur die chlorophyllhaltigen Zellen, und auch diese nur unter dem Einflusse des Sonnenlichts haben die Fähigkeit, die von ihnen aufgenommene Kohlensäure zu zersetzen und, unter Abscheidung eines gleichen Volumens Sauerstoff, aus den Elementen der Kohlensäure und des Wassers organische Verbindungen zu erzeugen (zu assimiliren). Es ist sehr wahrscheinlich, dass bei diesem Vorgange die Kohlensäure nur die Hälfte ihres Sauerstoffs verliert, während der andere Theil des ausgeschiedenen Sauerstoffs von zersetztem Wasser herstammt.

Es ist unzweifelhaft, zum Theil durch Vegetationsversuche unmittelbar festgestellt, zum Theil aus den Umständen abzuleiten, unter denen viele Pflanzen unter natürlichen Verhältnissen leben, dass die meisten chlorophyllreichen Pflanzen (z. B. unsere Getreidearten, Bohnen, Tabak, Sonnenrosen, viele steinbewohnende Flechten, Algen und viele andere Wasserpflanzen) die ganze Masse ihres Kohlenstoffs durch Zersetzung atmosphärischer Kohlensäure gewinnen; sie bedürfen zu ihrer Ernährung keiner anderen Kohlenstoffverbindung von aussen her. — Nun giebt es aber auch chlorophyllfreie Pflanzen, denen also das Organ der Kohlensäurezersetzung fehlt; sie müssen den zu ihrem Aufbau nöthigen Kohlenstoff demnach in anderen Verbindungen aufnehmen; da nun die chlorophyllfreien Pflanzen entweder Schmarotzer oder Humusbewohner sind, so nehmen sie ihren Kohlenstoff in Form organischer Verbindungen auf, welche von anderen, chlorophyllhaltigen Pflanzen unter Zersetzung von Kohlensäure erzeugt worden sind; die Schmarotzer entziehen diese Assimilationsproducte ihren Nährpflanzen unmittelbar, die Humusbewohner (wie Neottia nidus avis, Epipogum Gmelini, Corallorrhiza innata, Monotropa, viele Pilze u. s. w.) benutzen die bereits in Zersetzung befindlichen Körper anderer Pflanzen zu gleichem Zweck; selbst die Nahrung der auf und in Thieren schmarotzenden Pilze stammt aus den Assimilationsproducten der chlorophyllhaltigen Pflanzen, insofern auch das ganze Thierreich mit seiner Ernährung auf diese angewiesen ist. — Die auf der Erde ursprünglich vorkommende Kohlenstoffverbindung ist die Kohlensäure, und die einzig ausgiebig wirkende Ursache ihrer Zersetzung und der Verbindung des Kohlenstoffs mit den Elementen des Wassers ist die chlorophyllhaltige Zelle; daher stammen alle derartige Kohlenstoffverbindungen, sie mögen sich in Thieren oder Pflanzen, oder in deren Zersetzungsproducten vorfinden, mittelbar von den chlorophyllhaltigen Organen der Pflanzen ab.

Der Wasserstoff ist gleich dem Kohlenstoff in jeder organischen Verbindung vorhanden; bei der Kleinheit seines Aequivalentgewichtes tritt er indessen als Gewichtsbestandtheil der Trockensubstanz der Pflanze weit zurück, nur wenige Gewichtsprocente derselben bestehen aus Wasserstoff. Dass derselbe sehr wahrscheinlich durch Zersetzung von Wasser in den chlorophyllhaltigen Zellen am Sonnenlicht zuerst in die Verbindung mit Kohlenstoff eintritt, wurde schon erwähnt; nur ein sehr kleiner Theil des in den stickstoffhaltigen Pflanzenstoffen enthaltenen Wasserstoffs dürfte in Form von Ammoniak in die Pflanze eingeführt werden.

Der Sauerstoff ist in den organischen Verbindungen immer in geringerer Menge vorhanden, als dass er hinreichte, den vorhandenen Wasserstoff und Kohlenstoff derselben zu Wasser und Kohlensäure zu verbrennen, eben weil die organischen Verbindungen aus Kohlensäure und Wasser unter Abscheidung eines Theils des Sauerstoffs entstehen; übrigens ist der Sauerstoffgehalt der Pflanzenstoffe sehr verschieden, und manche derselben enthalten dieses Element überhaupt nicht. Die Gesammtmasse des Sauerstoffs bildet aber nach dem Kohlenstoff den grössten Gewichtstheil der Trockensubstanz. — Eingeführt wird der Sauerstoff in die Pflanze in Form von Wasser, Kohlensäure, Sauerstoffsalzen in grösserer Menge als irgend ein anderes Element; während bei der Assimilation in den grünen Organen ausserordentlich grosse Sauerstoffquantitäten nach aussen abgeschieden werden, nehmen alle übrigen Pflanzenorgane auch das atmosphärische Sauerstoffgas in sich auf, sie erzeugen dabei langsam Kohlensäure (und Wasser) auf Kosten der assimilirten Substanzen. Neben dem sehr ausgiebigen Desoxydationsprocesse in den chlorophyllhaltigen Zellen besteht ein dem thierischen Athmungsprocesse vergleichbarer, gewöhnlich nicht sehr ausgiebiger Oxydationsvorgang, durch den ein Theil der assimilirten Substanz wieder zersetzt wird.

Der Stickstoff, ein wesentlicher Bestandtheil der das Protoplasma bildenden Eiweissstoffe, der Pflanzenalkaloide und des Asparagin macht immer nur einen geringen Bruchtheil der Trockensubstanz der Organe aus, oft weniger als ein, selten mehr als drei Procent derselben. Der in den genannten chemischen Verbindungen enthaltene Stickstoff wird aus Ammoniak- und Salpetersäure-Verbindungen gewonnen, Parasiten und Humusbewohner nehmen vielleicht auch organische Stickstoffverbindungen von aussen her auf; dagegen ist es nach zahlreichen Vegetationsversuchen, zumal denen Boussingault's gewiss, dass den Pflanzen die Fähigkeit mangelt, das atmosphärische, freie Stickstoffgas zur Erzeugung ihrer stickstoffhaltigen Verbindungen zu benutzen. Werden Pflanzen auf künstlichem Wege mit allen übrigen Nährstoffen versorgt, wird ihnen aber die Aufnahme von Ammoniak- oder Salpetersäureverbindungen als Stickstoffnahrung unmöglich gemacht, so findet keine Vermehrung der Eiweissstoffe, überhaupt keine Vermehrung stickstoffhaltiger Verbindungen statt, obgleich der Pflanze das atmosphärische Stickgas in so reichem Maasse zu Gebote steht und dieses die Intercellularräume erfüllt und in die Gewebesäfte diffundirt.

Der Schwefel, der ein Bestandtheil der Eiweissstoffe, des Schwefelallyls, des ätherischen Senföls ist, wird in Form löslicher schwefelsaurer Salze, vorwiegend wohl immer als schwefelsaurer Kalk aufgenommen; wahrscheinlich

wird dieses Salz, wie Holzner zuerst andeutete [1]) durch die in der Pflanze selbst entstehende Oxalsäure zersetzt und so der unlösliche oxalsaure Kalk gebildet, während die Schwefelsäure den Schwefel an die genannten organischen Verbindungen abgiebt.

Das Eisen (oft von sehr schwankenden Mengen von Mangan begleitet), ist für die Ausbildung des grünen Chlorophyllfarbstoffs unentbehrlich, wie Vegetationsversuche zeigen, und da nur die grünen chlorophyllhaltigen Organe aus Wasser und Kohlensäure organische Substanz bilden (assimiliren), so ist die Bedeutung dieses Elements für das Leben der Pflanze eine sehr hervorragende, obgleich es zu dem genannten Zwecke in ausserordentlich geringer Menge genügt, die von der Pflanze in Form von Eisenchlorid oder schwefelsaurem Eisenoxydul, oder auch in anderen Verbindungen aufgenommen werden kann; verbreiten sich grössere Quantitäten von Eisenlösungen im Gewebe, so sterben die Zellen rasch ab. Obgleich geringe Eisenmengen für das Ergrünen des Chlorophylls unentbehrlich sind, ist es dennoch ungewiss, ob der grüne Farbstoff selbst Eisen als integrirenden Bestandtheil seiner chemischen Formel enthält.

Für den Phosphor, das Chlor, das Kalium, Natrium, Calcium, Magnesium ist eine so bestimmte Beziehung zu einem bestimmten physiologischen Zwecke noch nicht bekannt; doch weist das constante Vorkommen phosphorsaurer Verbindungen in der Gesellschaft der Eiweissstoffe, der Kalisalze in den an Stärke und Zucker reichen Organen auf bestimmte Beziehungen derselben zu denjenigen chemischen Processen hin, welche den Gestaltungsvorgängen in der Pflanze unmittelbar vorhergehen. Ein grosser Theil des von den Pflanzen aufgenommenen Kalkes wird, wie erwähnt, durch Oxalsäure niedergeschlagen und bleibt unthätig liegen; die Bedeutung des Kalkes wäre demnach zum Theil darin zu suchen, dass er als Träger der Schwefel- und Phosphorsäure bei der Nährstoffaufnahme dient und dann die für die Pflanze selbst giftige Oxalsäure bindet und unschädlich macht.

Die eben genannten Elemente werden von der Pflanze aufgenommen, wenn sie ihr als phosphorsaure, oder schwefelsaure, oder salpetersaure Salze, oder als Chloride dargeboten werden.

Das Silicium endlich wird in Form wässeriger, sehr verdünnter Kieselsäurelösung von sehr vielen Pflanzen aufgenommen, von manchen in grösserer Menge als alle übrigen Aschenbestandtheile. Der bei Weitem grösste Theil der Kieselsäure geht innerhalb der Zellwände in den unlöslichen Zustand über und bleibt nach Zerstörung der organischen Substanz derselben neben Kalk (Magnesia und Kali?) als ein Skelet von der Structur der Zellhaut übrig; bei den Landpflanzen sind es vorzugsweise, wenn auch nicht ausschliesslich, die der Verdunstung ausgesetzten Gewebe und besonders die cuticularisirten Epidermiswände, in denen sie sich anhäuft; bei den Diatomeen, deren Zellwand sehr stark verkieselt, fällt diese Beziehung natürlich weg. — Da es gelingt, durch künstliche Ernährung sonst kieselsäurereiche Pflanzen (wie den Mais) fast kieselsäurefrei und dabei ohne merkliche Abnormität wachsen zu lassen, so scheint die Kieselsäure für die chemischen und organisatorischen Vorgänge von sehr untergeordneter Be-

1) Holzner: über die Bedeutung des oxalsauren Kalkes (Flora 1867) und Hilgers in Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. VI, p. 1.

deutung zu sein, auch findet ihre Einlagerung in die Zellwände vorwiegend erst dann statt, wenn diese sonst schon ausgebildet sind.

Die Nährstoffverbindungen müssen innerhalb der Gewebe neben ihren chemischen Veränderungen und in Folge derselben auch fortschreitenden Ortsveränderungen unterliegen. Durch Zersetzung eines Salzes wird das Diffusionsgleichgewicht gestört; in der unmittelbaren Umgebung des Orts, wo diess stattfindet, wird die Gewebeflüssigkeit an Molecülen der betreffenden Verbindung ärmer, die entfernteren Molecüle desselben gelösten Salzes bewegen sich daher nach dem Verbrauchsorte hin. Jede ein bestimmtes Salz zersetzende Zelle wirkt daher auf die sie umgebenden Gewebeflüssigkeiten wie ein Anziehungscentrum, nach welchem das fragliche Salz hinströmt. Dieser Vorgang ist aber zunächst für jedes andere, in derselben Gewebeflüssigkeit gelöste Salz gleichgiltig; wenn z. B. in irgend einer Zelle schwefelsaurer Kalk zersetzt, oxalsaure Kalkkrystalle gebildet werden, so liegt darin wohl eine Ursache dafür, dass entferntere Gypsmolecüle jener Zelle zuströmen, aber es ist diess kein Grund für die gleichzeitig vorhandenen Salpetermolecüle, sich eben dahin zu bewegen. Jeder gelöste Stoff des Gewebesaftes bewegt sich nur, insofern für ihn das Diffusionsgleichgewicht, die gleichmässige Vertheilung seiner Molecüle gestört wird. Es folgt daraus sofort, dass von einer continuirlichen, einheitlichen Bewegung eines sogenannten »Nahrungssaftes« im Allgemeinen keine Rede sein kann; nur wenn viele Nährstoffverbindungen an einem Orte, z. B. von der Wurzel aufgenommen, und an einem anderen Orte, z. B. in den Knospen und grünen Blättern zersetzt werden, wird für alle die Bewegungsrichtung ungefähr dieselbe sein, aber auch in diesem Falle wird die Geschwindigkeit, mit der sich die Molecüle jedes einzelnen Salzes fortbewegen, verschieden sein, weil sie von der Geschwindigkeit des Verbrauchs am Ziele der Bewegung und der jeder Verbindung eigenthümlichen Diffusionsgeschwindigkeit abhängt. — Nur wenn Druckkräfte die Gewebeflüssigkeit in Masse nach einer Seite hintreiben, wird die Bewegung für verschiedene Stoffe eine gleichartige, vorausgesetzt, dass sich die Flüssigkeit in offenen Bahnen bewegt, wie z. B. in Milchsaftgefässen und Siebröhren; verursacht der Druck aber Filtration durch geschlossene Zellwände, so werden auch in diesem Falle die Molecüle verschiedener Salze mit verschiedener Geschwindigkeit fortgeschoben, weil die Filtrationsgeschwindigkeit verschiedener Lösungen eine verschiedene ist und die Filtrate verschiedener Lösungen mit ungleicher Concentration austreten.

Dieselben Principien gelten auch für die Aufnahme der Nährstoffverbindungen von aussen her in die aufnehmenden Organe. Es wurde schon im vorigen Paragraph gezeigt, wie die Zersetzung der Kohlensäure in einer chlorophyllhaltigen Zelle am Licht dahin führt, dass immerfort neue Kohlensäuremengen in diese Zelle eintreten, gleichgiltig einstweilen, ob dieses Gas in Wasser gelöst oder in der Luft vorhanden ist. Fände in der Zelle keine Zersetzung der Kohlensäure statt, so würde sich ihr Saft mit dem Gase nach Massgabe des Druckes und der Temperatur sättigen und jede Ursache einer weiteren Bewegung wäre damit aufgehoben; die Zersetzung aber schafft immer wieder Raum für den Eintritt neuer Kohlensäuremolecüle und diese, obgleich in der Umgebung der Pflanze so dünn gesäet, sammeln sich hier und liefern das Material zur Bildung compacter Massen von Kohlenstoffverbindungen.

Aehnlich wirkt eine Wasserpflanze auf die in dem umgebenden Wasser gelösten Salze; das umspülende Wasser und der innere Zellsaft sind durch die in den Zellhäuten imbibirte Flüssigkeit zu einem Continuum verbunden; denkt man die chemischen Processe innerhalb der Pflanze ruhend, so wird nach Massgabe der obwaltenden Umstände sich ein Diffusionsgleichgewicht zwischen der äusseren und inneren Flüssigkeit herzustellen suchen; die chemischen Vorgänge im Innern aber stören dieses Gleichgewicht beständig in dem Sinne, dass die betreffenden Salzmolecüle beständig von aussen her nach den inneren Verbrauchsorten hinströmen. Sind in dem umspülenden Wasser die Molecüle von phosphorsaurem Kalk auch sehr dünn gesät, so wird doch nach und nach eine dichte Anhäufung nicht von phosphorsaurem Kalk, sondern von anderen Phosphorsäure- und Kalkverbindungen in der

Pflanze stattfinden, weil eben durch die Trennung der Phosphorsäure vom Kalk, also durch den chemischen Vorgang, das moleculare Gleichgewicht beständig gestört wird: bliebe der phosphorsaure Kalk innerhalb der Pflanze phosphorsaurer Kalk, so würde die Bewegung aufhören, sobald das Diffusionsgleichgewicht hergestellt wäre. Aus der Beachtung dieser Verhältnisse wird sofort verständlich, dass einerseits die Anhäufung bestimmter Stoffe im Innern der Pflanze davon abhängt, ob ihre im umspülenden Wasser vorhandene Verbindung in der Pflanze zersetzt wird, dass ferner die Bestandtheile verschiedener Verbindungen sich in verschiedenen Massen in der Pflanze anhäufen müssen, je nach ihrem Verbrauch in dieser, dass endlich die quantitative Zusammensetzung der betreffenden Stoffe innerhalb der Pflanze keine Aehnlichkeit mit der des umspülenden Wassers zu haben braucht. So können Stoffe, welche in diesem als höchst verdünnte Lösungen vorhanden sind, sich in der Pflanze in überwiegender Menge finden, während andere die in jenem überwiegen, hier zurücktreten; so nehmen die Meerespflanzen viel mehr Kali in sich auf und weniger Natron, als der Zusammensetzung des Meerwassers entspricht; so sammeln die Fucusarten beträchtliche Mengen von Iod, welches im Meerwasser nur in äusserst verdünnten Lösungen vorkommt. — Da ferner verschiedene Pflanzen dieselben Verbindungen mit verschiedener Geschwindigkeit zersetzen, so erklärt es sich auch, dass verschiedene Pflanzen, welche ihre Nährstoffe aus demselben Wasser ziehen, eine ganz verschiedene Zusammensetzung ihrer Asche zeigen.

Complicirter werden die Verhältnisse, wenn eine Landpflanze die salzartigen Nährstoffverbindungen aus dem wasserarmen Boden aufzunehmen hat. Die allermeisten Landpflanzen gedeihen nämlich nur in einem Boden, der für gewöhnlich weit weniger Wasser enthält, als er enthalten könnte, dessen Poren fast ganz mit Luft erfüllt sind; das wenige vorhandene Wasser adhärirt den kleinen Bodentheilchen vollständig und fliesst eben deshalb nicht ab; dieses adhärirende Wasser überzieht offenbar als feine Schicht die Oberfläche der Bodenpartikeln. Die Wurzeln können dieses Wasser nur dann aufsaugen, wenn sie mit den Bodentheilchen in engster Berührung stehen; daher welken frisch eingesetzte Pflanzen selbst in ziemlich feuchtem Boden so lange, bis die neugebildeten Wurzeltheile mittels neuer Wurzelhaare mit einer hinreichenden Anzahl von Bodenpartikeln verwachsen sind. An diesen Stellen innigster Berührung der Wurzelhaare und des Bodens steht das adhärirende Wasser des Letzteren mit den Zellsäften der Wurzel unmittelbar in Continuität, vermöge des Imbibitionswassers der Zellhäute der Wurzelhaare. Auf diese Weise wird es nun der Wurzel möglich zunächst das Wasser des Bodens aufzusaugen; indem dieses an den Verwachsungsstellen eintritt, wird das Gleichgewicht der Wasserschichten der einander berührenden Bodentheilchen zerstört, das capillar festgehaltene Bodenwasser bewegt sich, von den Flächenanziehungen geleitet, nach den Verwachsungsstellen hin, ein Vorgang, der sich von jeder Wurzel aus centrifugal ausbreitet und so nach und nach auch die entfernteren Stellen des Bodens der Pflanze tributär macht. Sind nun in den die Bodenpartikeln überziehenden Wasserschichten Salze, z. B. schwefelsaurer Kalk gelöst, so werden diese den Bewegungen der Wasserschichten folgen und endlich an den Verwachsungsstellen der Wurzelhaare eintreten.

Allein ein grosser Theil der Nährstoffe, besonders Ammoniak-, Kali-, Phosphorsäure-Verbindungen, sind im Boden in einem unbeweglichen Zustande vorhanden, absorbirt, wie es gewöhnlich genannt wird; sie werden selbst von sehr grossen Wassermassen aus dem Boden nicht herausgespült; dennoch nimmt die Wurzel diese Stoffe mit Leichtigkeit aus dem Boden auf. Man kann sich nun jedenfalls vorstellen, die absorbirten Nährstoffe seien als ungemein feiner Ueberzug an den Bodenpartikeln vorhanden; sie können daher nur an den Verwachsungsstellen der Wurzelhaare mit diesen aufgenommen werden; löslich gemacht werden sie hier durch den sauren Saft, der die Haut der Wurzelhaare durchtränkt, zum Theil wohl auch durch die von den Wurzeln ausgeathmete Kohlensäure. Diese Wirkung der Wurzel auf die absorbirten Stoffe beschränkt sich auf die Verwachsungsstellen, nur diejenigen unbeweglichen absorbirten Stofftheilchen, welche mit den Wurzelhaaren unmittelbar in Berührung kommen, werden hier gelöst und aufgesogen; da aber bei jeder

wachsenden Landpflanze die Zahl und Länge der Wurzeln sehr bedeutend ist, da sie sich beständig verlängernd auch beständig neue Wurzelhaare bilden, so kommt das Wurzelsystem nach und nach mit unzähligen Bodenpartikeln in Berührung und kann so die nöthige Quantität der fraglichen Stoffe aufnehmen. — Diese Fähigkeit der Wurzeln, vermöge des sauren, auch ihre oberflächlichen Zellhäute durchtränkenden Saftes Stoffe aufzunehmen, die in reinem Wasser nicht löslich sind, macht sich in ungemein anschaulicher Weise geltend, wenn man, wie ich zuerst gezeigt habe, polirte Platten von Marmor, Dolomit, Osteolith (phosphorsaurem Kalk) mit Sand etwa handhoch bedeckt und in diesem Samen keimen lässt; die abwärts wachsenden Wurzeln treffen bald auf die polirte Fläche des Minerals und wachsen auf dieser, dicht anliegend, hin; nach wenigen Tagen findet man ein Bild des Wurzelsystems in rauhen Linien auf der glänzenden Fläche eingeäzt; jede Wurzel löst an den Berührungsstellen einen kleinen Theil des Minerals mittels des sauren Imbibitionswassers ihrer äusseren Zellhäute auf.

Sowohl bei der Aufnahme der absorbirten wie der in grösseren Stücken vorhandenen in Wasser unlöslichen Mineralstoffe wird also die Auflösung zunächst von der Pflanze selbst bewirkt und sofort tritt an der Stelle, wo die Lösung der geringen Stoffmenge an der Wurzeloberfläche beginnt, auch die Aufsaugung durch Endosmose ein. Trotz dieser Complication bleiben aber auch hier dieselben Principien für die Stoffaufnahme in Kraft, die oben für die Aufnahme aus einer Lösung angedeutet wurden. Auch hier ist es der Verbrauch, die Zersetzung der Verbindungen in der Pflanze, welche die Aufnahme der Stoffe regelt; daher hat die Zusammensetzung der Asche in quantitativer Hinsicht keine Aehnlichkeit mit der des Bodens, daher können Pflanzen verschiedener Art, die dicht beisammen denselben Boden aussaugen, ganz verschiedene Aschenzusammensetzungen zeigen. Allerdings macht sich nebenbei auch noch die Zusammensetzung des Bodens in der Pflanzenasche bis zu einem gewissen Grade geltend, indem z. B. Pflanzen derselben Art, wenn sie auf einem kalkreichen Boden wachsen, mehr Kalk aufnehmen, als auf einem kalkarmen Boden, was selbstredend dem genannten Principe nicht widerspricht, sondern nur zeigt, dass die Zersetzung eines Salzes in der Pflanze in um so reicherem Maasse stattfinden kann, je leichter ihr die Aufnahme desselben gemacht ist.

§ 6. Assimilation und Stoffwechsel[1]. Die von aussen her in die Pflanze aufgenommenen Nährstoffe sind (mit wenigen Ausnahmen) Sauerstoffverbindungen mit dem höchstmöglichen Sauerstoffgehalt; die assimilirten Stoffe dagegen, welche die überwiegende Masse der Trockensubstanz darstellen, sind sauerstoffarm, manche selbst sauerstofffrei; es folgt daraus, dass die Assimilation ein Desoxydationsprocess sein muss; die Ueberführung der sauerstoffreichen Nährstoffverbindungen in sauerstoffarme Pflanzensubstanz ist nothwendig mit Sauerstoffausscheidung verbunden, und da wir bereits wissen, dass die letztere in den chlorophyllhaltigen Zellen und nur unter dem Einflusse des Sonnenlichts stattfindet, so ist damit zugleich Ort, Bedingung und Zeit der Assimilation bezeichnet; sämmtliche chlorophyllfreie Organe assimiliren nicht, im Finstern oder bei zu geringer Lichtintensität fehlt auch dem chlorophyllhaltigen Assimilationsorgane die Fähigkeit, aus Wasser und Kohlensäure unter Mithülfe anderer Nährstoffverbindungen organische Substanz zu erzeugen, ein Vorgang, den wir fortan ausschliesslich als Assimilation bezeichnen wollen.

Die Assimilationsproducte der chlorophyllhaltigen Zellen können nun in diesen selbst oder nach ihrem Uebertritt in andere Organe mannichfaltige chemische Me-

1) Vergl. Sachs: Handbuch der Experimental-Physiologie, den Abschnitt »Stoffmetamorphosen«.

tamorphosen erfahren, deren Gesammtheit wir als **Stoffwechsel** von der Assimilation unterscheiden. Es ist wichtig, dass man sich über die Verschiedenheit beider Vorgänge, sowohl was ihre äusseren Bedingungen, als ihre Leistungen betrifft, vollkommen klar sei; man halte vor Allem Folgendes fest: 1) Die Assimilation geschieht nur in den chlorophyllhaltigen, der Stoffwechsel in sämmtlichen Organen; 2) die Assimilation findet nur unter dem Einflusse des Lichtes statt, der Stoffwechsel ebensowohl im Finstern; 3) jene ist nothwendig mit Elimination von vielem Sauerstoff verbunden, dieser findet gewöhnlich unter Aufnahme geringer Sauerstoffmengen und unter Aushauchung kleiner Kohlensäurequanta statt; 4) durch die Assimilation wird das Trockengewicht der Pflanze vermehrt, durch den Stoffwechsel nur die Qualität der assimilirten Stoffe verändert und gewöhnlich erleiden diese eine Verminderung ihrer Masse, insofern mit der für den Stoffwechsel nöthigen Einathmung von Sauerstoff und Ausathmung von Kohlensäure die Zerstörung eines Theils der organischen, assimilirten Verbindungen nothwendig verbunden ist; 5) die Gewichtszunahme einer chlorophyllhaltigen Pflanze beruht darauf, dass der Gewinn an assimilirter Substanz in den chlorophyllhaltigen Organen während der Zeit der Beleuchtung grösser ist, als der Verlust an Trockengewicht, der mit der Ausathmung von Kohlensäure bei dem Stoffwechsel in allen Organen und zu jeder Zeit der Vegetation verbunden ist; 6) chlorophyllfreie Organe und ganze chlorophyllfreie Pflanzen (Schmarotzer und Humusbewohner) assimiliren nicht, sie nehmen assimilirte Substanzen in sich auf; in ihnen findet nur Stoffwechsel statt und da dieser mit Einathmung von Sauerstoff und Ausathmung von Kohlensäure verbunden ist, so vermindern sie den Gesammtvorrath von assimilirten Stoffen.

Das Wachsthum, d. h. die Bildung und Vergrösserung der Zellen, findet immer auf Kosten vorher assimilirter Stoffe statt, die dabei jederzeit chemischen Veränderungen unterliegen.

Das Wachsthum ist nur in Folge der Assimilation möglich, aber beide Vorgänge brauchen weder zeitlich noch räumlich zusammenzufallen. Die assimilirten Stoffe können mehr oder minder lange Zeit in der Pflanze liegen bleiben, ohne zum Wachsthum von Zellhäuten oder zur Bildung protoplasmatischer Körper (Protoplasma, Chlorophyllkörner) verwendet zu werden; in diesem Falle bezeichnet man sie als **Reservestoffe**; jede Zelle, jedes Gewebe, jedes Organ, in welchem zeitweilig assimilirte Stoffe für späteren Verbrauch aufbewahrt werden, heisst dann ein Reservestoffbehälter. Die assimilirende Zelle selbst kann als Reservestoffbehälter dienen (einzellige Algen, Blätter der immergrünen Pflanzen), gewöhnlich aber tritt eine Vertheilung der physiologischen Arbeiten im Pflanzenkörper der Art ein, dass die Assimilationsproducte der chlorophyllhaltigen Organe anderen Gewebemassen oder Organen zugeführt werden, welche als Reservestoffbehälter dienen und den zur Bildung neuer Organe bestimmten Theilen (Knospen, Wurzelanlagen, Cambium) die Reservestoffe übergeben; bei Moosen, Gefässkryptogamen und holzbildenden Phanerogamen ist gewöhnlich das Gewebe des Stammes zugleich Reservestoffbehälter, bei perennirenden Kräutern und Stauden sind es vorwiegend die ausdauernden Zwiebeln, Knollen und Rhizome. Die keimungsfähigen Sporen der Kryptogamen nehmen immer ein kleines Quantum von Reservestoffen mit, auf deren Kosten die ersten Keimungsvorgänge (bei Rhizocarpeen und Lycopodiaceen die ganze Prothallium- und Em-

bryobildung stattfinden; die Samen der Phanerogamen entnehmen der Mutterpflanze weit grössere Quantitäten von Reservestoffen, die sich entweder im Endosperm oder in den Cotyledonen anhäufen; je grösser die Masse derselben ist, desto mehr und desto grössere Stammtheile, Wurzeln und Blätter kann die Keimpflanze erzeugen, bevor sie zu assimiliren beginnt; man vergleiche z. B. das winzige Keimpflänzchen von Nicotiana und Campanula mit den mächtigen Keimpflanzen grosser Bohnen, Mandeln, Eicheln u. s. w. — Da im Finstern keine Assimilation stattfindet, so braucht man Samen, Knollen, Zwiebeln, Rhizome u. s. w. nur im Finstern keimen und austreiben zu lassen, um ungefähr zu erfahren, wie viel und wie grosse Organe sich aus den Reservestoffen derselben bilden können.

Die chlorophyllhaltigen Assimilationsorgane sind von den Reservestoffbehältern und den wachsenden Knospen und Wurzeln entfernt; die Assimilationsproducte müssen demnach den Orten des Verbrauchs und der zeitweiligen Ablagerung zugeführt werden; das Wachsthum und die Ablagerung von Reservestoffen ist daher nothwendig mit entsprechenden Bewegungen der Producte der Assimilation und des Stoffwechsels verbunden.

Alle diese Sätze lassen sich beweisen, ohne dass man die Stoffe selbst näher kennt, welche in den chlorophyllhaltigen Zellen durch Assimilation entstehen und das Material für den Stoffwechsel liefern. Bevor wir aber zu dieser Frage übergehen, wollen wir uns erst die andere vorlegen, ob sämmtliche Producte des Stoffwechsels für den Aufbau neuer Organe unmittelbar verwendbar sind, und wenn nicht, welche Stoffe es sind, die das Material zur Bildung der Zellhäute, des Protoplasma's, der Chlorophyllkörper liefern. — Unter der ausserordentlich grossen Zahl von Stoffwechselproducten, welche die chemische Analyse in den verschiedenen Pflanzen nachweist, findet sich nun eine verhältnissmässig kurze Reihe von Stoffen, deren Verhalten bei dem Wachsthum der Organe und deren allgemeine Verbreitung im Pflanzenreich deutlich zeigt, dass sie das Material zum Wachsthum der Zellhäute und anderen organisirten Gebilde liefern; diese Stoffe wollen wir zunächst, ohne Rücksicht auf ihre chemische Beschaffenheit, als **Baustoffe** bezeichnen; als Baustoffe der Zellhaut sind die Stärke, die Zuckerarten, das Inulin und die Fette zu betrachten; als Baustoffe des Protoplasmas und der Chlorophyllkörper treten die Eiweissstoffe auf.

Unter den übrigen Producten des Stoffwechsels finden sich einige, die zur Bildung des Zuckers in genetischer Beziehung stehen, die Glycoside, zu denen auch gewisse Gerbstoffe gehören; das Asparagin entsteht auf Kosten der Eiweissstoffe der Reservestoffbehälter und scheint wieder zur Bildung von Eiweissstoffen verwendet zu werden.

Als **Degradationsproducte** kann man alle diejenigen organischen Verbindungen der Pflanze bezeichnen, welche durch nachträgliche Veränderung der Substanz organisirter Gebilde entstehen und keine weitere Verwendung zum Aufbau neuer Zellhäute und Protoplasmagebilde erfahren. So ist das Bassorin ein Degradationsproduct von Zellhäuten, ebenso der Quitten- und Leinsamenschleim; wahrscheinlich sind auch die die Verholzung, die Verkorkung und die Cuticularisirung bewirkenden Stoffe, aus einer theilweisen Degradation des Zellstoffs derselben Zellhäute hervorgegangen. — Von dem Protoplasma älterer Parenchymzellen bleibt oft ein Ueberrest bis zum Absterben derselben erhalten, der als Degradationsproduct gelten kann, ebenso bleibt von den Chlorophyllkörnern der im

Herbst absterbenden Blätter ein kleiner Rest in Form winziger gelber Körnchen übrig, die keine weitere Verwendung finden; auch die rothen und gelben Körner, welche die Färbung reifer Früchte, der Antheridien der Charen und Moose bewirken, entstehen durch Degradation der Chlorophyllkörner und finden weiter keine physiologisch-chemische Verwendung.

Als Nebenproducte des Stoffwechsels kann man solche Stoffe bezeichnen, welche während des Stoffwechsels entstehen, aber keine weitere Verwendung für den Aufbau neuer Zellen finden, vielmehr an den Orten ihrer Entstehung unthätig liegen bleiben; so entstehen bei der Keimung vieler Samen (Dattel, Ricinus, Phaseolus, Faba) in bestimmten Zellen gerbstoffähnliche Verbindungen, in vielen Fällen rothe Farbstoffe, welche, ohne eine wahrnehmbare Veränderung zu erfahren, in diesen Zellen verbleiben, während die übrigen Stoffe der Keimpflanze die mannichfaltigsten chemischen Wandlungen und Ortsveränderungen im Interesse des Wachsthums erfahren. Ebenso verhalten sich die ätherischen Oele in den Drüsen der Blätter, der Kautschuk in den Milchsaftröhren, die Harze und harzbildenden Stoffe in den Harzgängen, wohl auch die gummiähnlichen Verbindungen in den Gummigängen so vieler Pflanzen. In diese Kategorie dürfte wohl auch ein grosser Theil der Pflanzensäuren und mancher Alkaloide gehören. — Irgend eine Bedeutung dieser Stoffe für die innere Oekonomie der Pflanze ist bis jetzt nicht bekannt; für den oxalsauren Kalk wurde schon die Vermuthung Holzners erwähnt, wonach er als Nebenproduct entsteht, wenn die an den Kalk gebundene Schwefelsäure durch Oxalsäure ausgetrieben wird, um dann weiteren Zersetzungen zu unterliegen, während die für weitere Stoffbildungen überflüssige Basis des Salzes in dieser Form unschädlich gemacht wird. — Von den Farbstoffen ist eine Beziehung zum Chemismus in der Pflanze nur für den grünen Chlorophyllfarbstoff bekannt, ohne dessen Gegenwart keine Sauerstoffabscheidung, also auch keine Assimilation erfolgt.

Von einer langen Reihe anderer Stoffe, vielen Farbstoffen, Säuren, Alkaloiden, Wachs, Gerbstoffen, Pectinstoffen u. a. ist weder eine Beziehung zu den übrigen Vorgängen des Stoffwechsels, noch irgend eine physiologische Bedeutung für das Pflanzenleben bekannt.

In manchen Fällen werden Stoffe, die für das Wachsthum selbst und für den damit verbundenen Stoffwechsel bedeutungslos geworden sind, doch für andere Zwecke der Vegetation wichtig, unentbehrlich; so werden an den Nectarien zuckerhaltige Säfte ausgeschieden, die der Pflanze nur insofern dienen, als sie von Insecten gesucht werden, die bei dieser Gelegenheit die Uebertragung des Pollens vermitteln; zu ähnlichem Zwecke wird ein Theil des Antherengewebes der Orchideen in eine schmierige, klebrige Substanz verwandelt, durch welche die Pollinarien am Rüssel der Insecten hängen bleiben; so sind ferner die wohlschmeckenden und nahrhaften Stoffe in den Pericarpien für das Wachsthum der Samen unmittelbar verloren, aber sie vermitteln die Aussaat durch Thiere, welche die Früchte geniessen und die Samen ausstreuen u. s. w.

Wenden wir uns nun, nach dieser vorläufigen Orientirung über die verschiedene Bedeutung der Stoffwechselproducte für das Leben der Pflanze, nochmals zu der wichtigsten Gruppe organischer Verbindungen, die oben als Baustoffe bezeichnet wurden.

Die Entscheidung darüber, ob eine chemische Verbindung zu den Baustoffen

der Zellhaut und Protoplasmagebilde gehört, hängt von ihrem Verhalten bei dem Wachsthume, von ihrer chemischen Zusammensetzung, ihrem Erscheinen und Verschwinden in wachsenden Zellen und Geweben oder neben diesen und ihren chemischen Beziehungen zu anderen Stoffen, zumal zu dem Zellhautstoffe und den Protoplasmagebilden ab. — Die Sporen, Samen, Zwiebeln, Knollen, Rhizome, die ausdauernden Theile der Holzpflanzen und andere Reservestoffbehälter enthalten nun jederzeit organische Verbindungen aus zweierlei Gruppen; einerseits ist nämlich immer stickstoffhaltige Substanz in Form von Eiweissstoffen (oft mehreren verschiedenen, wie in den Getreidekörnern) vorhanden, die in chemischer Hinsicht von dem Protoplasma kaum abweicht und in saftigen Reservebehältern auch die Form des Protoplasma's darbietet; man darf schon aus dieser Uebereinstimmung, noch mehr aber, wenn man die Wanderungen dieser Stoffe und andere Verhältnisse berücksichtigt, den Schluss ziehen, dass in ihnen das Material zur Bildung des Protoplasma's in den neuzubildenden Organen gegeben ist. Andererseits enthalten alle diese Reservestoffbehälter eine oder mehrere stickstofffreie Verbindungen aus den Reihen der Kohlehydrate und Fette; in den Samen und Sporen ist gewöhnlich sehr viel Fett und keine oder wenig Stärke, in vielen Samen aber sehr viel Stärke neben wenig Fett vorhanden; in den Knollen, vielen Zwiebeln, Rhizomen, Stämmen ist meist viel Stärke neben wenig Fett aufgespeichert, in manchen Knollen (Dahlia, Helianthus tuberosus) ist die Stärke durch Inulin vertreten, in der Zwiebel von Allium Cepa durch eine dem Traubenzucker ähnliche Substanz, in der Wurzel der Runkelrübe durch krystallisirbaren Rohrzucker; geringe Beimengungen von Fett scheinen niemals zu fehlen, und in manchen Fällen, zumal in vielen Samen ist es allein (ohne Kohlehydrate) vorhanden (Ricinus, Kürbis, Mandel u. a.).

Neben den Eiweissstoffen, Kohlehydraten und Fetten können noch verschiedene andere Verbindungen in den Reservestoffbehältern vorkommen; aber die Beschränkung derartiger Stoffe auf bestimmte Pflanzenarten zeigt schon, dass ihnen nicht die Bedeutung wie jenen zukommt, sie können für das Wachsthum der betreffenden Species sehr wichtig sein, aber Genaueres ist darüber noch in keinem Falle bekannt.

Da man nun Samen, Knollen und andere mit Reservestoffen erfüllte Pflanzentheile zur Entfaltung von Knospen, dem Wachsthum der Wurzeln, oft selbst zur Bildung von Blüthen und Fruchtanlagen veranlassen kann, indem man ihnen reines Wasser und sauerstoffhaltige Luft zuführt, während die Bedingungen der Assimilation (Chlorophyll, Licht) ausgeschlossen sind, so folgt ohne Weiteres, dass die in den Reservestoffbehältern aufgespeicherten Stoffe das Material zum Wachsthum der neuen Blätter, Wurzeln, Blüthen liefern; dem entsprechend entleeren sich auch die Reservestoffbehälter in dem Maasse, wie das Wachsthum der neuen Organe fortschreitet; sind sie endlich völlig entleert, so hört das weitere Wachsthum auf, wenn nicht Licht und Chlorophyll zusammenwirken, um neues Baumaterial durch Assimilation zu bilden. Es ist ferner leicht, die Reservestoffe durch mikrochemische Reactionen auf ihrem Wege aus den Behältern zu den wachsenden Organen hin in den leitenden Geweben zu verfolgen und ihre Beziehung zum Wachsthum bestimmter Gewebe zu erkennen; zunächst führt ein in's Einzelne gehendes Studium zu der Ueberzeugung, dass die Eiweissstoffe der Reservebehälter als solche wiedererscheinen in dem Protoplasma der neugebilde-

ten Organe, sie haben, abgesehen von vorübergehenden qualitativen Veränderungen, nur ihren Ort gewechselt; andererseits zeigt sich, dass das Fett und die Kohlehydrate, welche in den Reservestoffbehältern aufgehäuft waren, endlich als solche ganz oder bis auf kleine Reste (Fett) verschwinden; dafür ist dann aber eine Masse neuer Zellhäute vorhanden, die früher nicht da waren, und das Material zu ihrer Bildung kann unter den gegebenen Umständen nur aus den Kohlehydraten, oder wo diese fehlen, aus den Fetten, die nun verschwunden sind, hergeleitet werden. Wenn man so zu der Ueberzeugung kommt, dass Stärke, Zucker, Inulin, Fett die zellhautbildenden Stoffe der Pflanze sind, zunächst, insofern sie sich aus einem Reservestoffbehälter ernährt, so ist damit keineswegs gesagt, dass der ganze Vorrath derselben ausschliesslich zur Zellhautbildung benutzt werde; vielmehr entstehen während des Wachsthums verschiedene andere Stoffe, Pflanzensäuren, Gerbstoffe, Farbstoffe, die wahrscheinlich ebenfalls von jenen stickstofffreien Reservestoffen abzuleiten sind; es wird auch ein Theil der stickstofffreien Substanz ganz zerstört, zu Kohlensäure und Wasser verbrannt, ein Vorgang, der bei Samen, die im Dunkeln keimen, einen Gewichtsverlust von 40 selbst 50 Procent der organischen Substanz herbeiführen kann.

Vergleicht man die Reservestoffe, welche in verschiedenen Samen, Knollen, Zwiebeln u. s. w. aufbewahrt sind, so ergiebt sich, dass mit Rücksicht auf den Hauptzweck, die Bildung neuer Organe, Stärke, Zuckerarten, Inulin und Fette physiologisch gleichwerthig sind, insofern diese Stoffe einander vertreten können; so bilden sich die Zellhäute des Samenkeims von Allium Cepa auf Kosten des fetten Oels im Endosperm, die Zellhäute der Blätter und Wurzeln aber, welche aus der Zwiebel von Allium Cepa hervorwachsen, nehmen ihr Baumaterial offenbar aus dem glycoseartigen Stoff, der die Zwiebelschalen als Lösung erfüllt; zu demselben Zwecke wird aber in der Runkelrübe Rohrzucker, in der Dahlienknolle Inulin, in der Kartoffelknolle, Tulpenzwiebel u. s. w. Stärke angehäuft und dann verbraucht. In den meisten Samen sind aber alle diese Kohlehydrate durch Fett vertreten und es ist nicht zweifelhaft, dass dieses bei der Bildung der neuen Organe das Material zum Wachsthum der Zellhäute hergiebt.

In die Reihe dieser physiologisch gleichwerthigen Stoffe gehört endlich der Zellstoff selbst; auch er kann als Reservestoff in grosser Menge abgelagert werden; so im Endosperm der Dattel, deren harter Kern zum grössten Theil aus Zellstoff besteht, der in Form getüpfelter Verdickungsmassen der Endospermzellhäute vorhanden ist; diese werden unter dem Einflusse des Saugorgans am Cotyledon des Keimes aufgelöst, ihre Lösungsproducte in die wachsenden Keimtheile eingeführt um hier schliesslich das Material zu dem Wachsthume der neuen Zellwände herzugeben. (Vergl. p. 444).

Vergleicht man dagegen die Stoffe, welche in den ruhenden Samen, Knollen, Zwiebeln und anderen Reservestoffbehältern vorhanden sind, mit den Stoffen, welche in den leitenden Geweben und wachsenden Organen der Keimtriebe und jungen Wurzeln auftreten, und von denen wir schon wissen, dass sie nothwendig aus jenen entstehen müssen, weil kein anderes Material vorhanden ist, so ergiebt sich, dass die Reservestoffe während ihres Verbrauchs zum Wachsthum und während ihrer Wanderung zu den wachsenden Organen, wiederholten Metamorphosen unterliegen, bevor die stabile Form des Zellstoffes erreicht wird. So tritt in allen ölhaltigen Samen während der Keimung vorübergehend

Zucker und Stärke auf, oft in grossen Massen sich anhäufend bis sie endlich am Ende der Keimung verschwinden, in dem Grade wie sie entstehen, mindert sich das ursprünglich vorhandene Fett, in dem Grade wie sie wieder verschwinden, mehrt sich der Zellstoff der Zellhäute. Die Stärke anderer Reservestoffbehälter wandert aus diesen in wachsende Organe unter Auftreten von Zucker, es bildet sich in den wachsenden Geweben selbst vorübergehend wieder feinkörnige Stärke, die endlich mit dem Wachsthume der Zellhäute wieder verschwindet. Diese transitorische Stärkebildung in den wachsenden Geweben selbst ist eine ungemein verbreitete Erscheinung, gleichgiltig, ob die Reservestoffbehälter mit Fett, Inulin, Zucker, Stärke oder Zellstoff gefüllt waren. Die transitorische Stärke erscheint in den Parenchym- und Epidermiszellen junger Organe, nur selten in denen der Fibrovasalstränge, nachdem sie sich eben aus dem Urmeristem differenzirt haben und verschwindet, wenn das letzte rasche Längenwachsthum sich vollzieht, gewöhnlich unter Auftreten und baldigem Verschwinden von Zucker (Glycose).

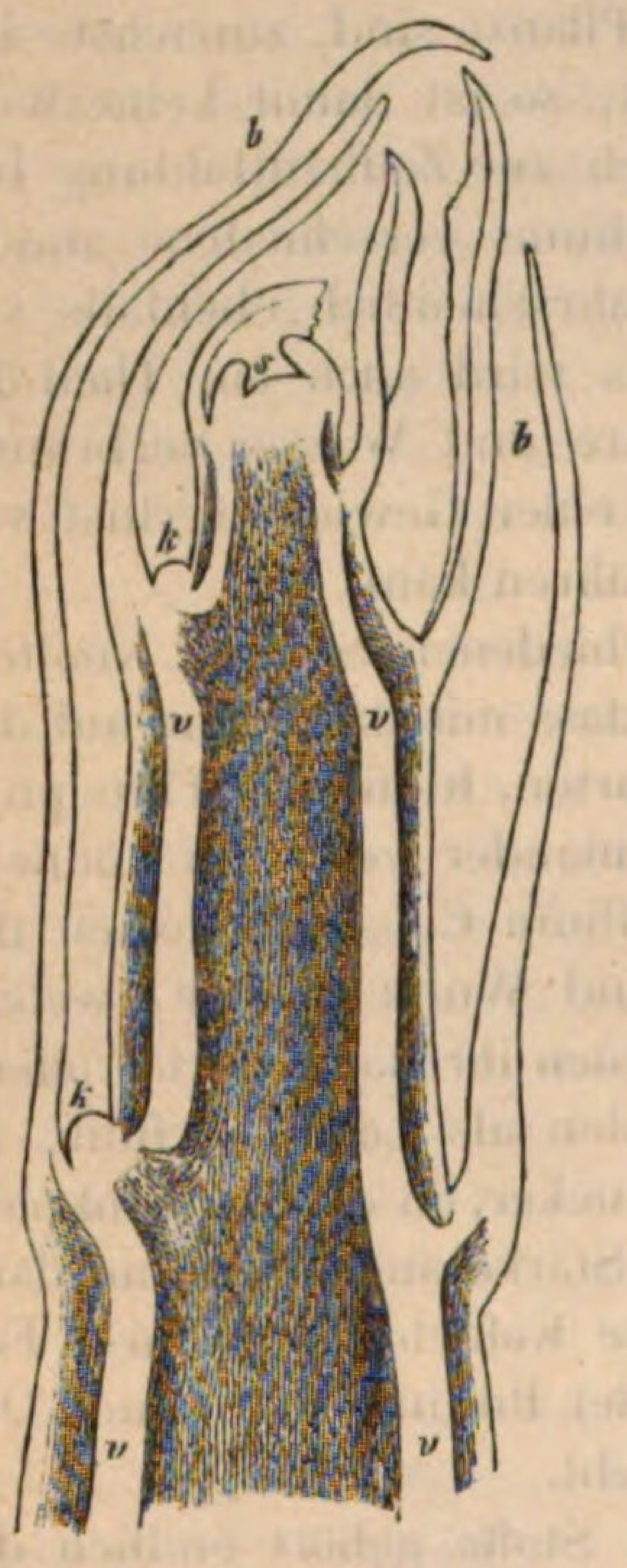


Fig. 346. Längsdurchschnitt der Keimknospe von Quercus robur (vergl. p. 412); die Schattirung bedeutet die Vertheilung der transitorischen Stärke in dem Parenchym der wachsenden Stammtheile; in dem Urmeristem der Knospen (*s* und *k*) fehlt sie noch, aus den bereits ausgewachsenen unteren Schuppenblättern *b b* ist sie bereits verschwunden; die jungen Fibrovasalstränge *v v* führen keine Stärke, sie sind mit Eiweissstoffen erfüllt.

Auch bei dem Verbrauche und der Fortschaffung der in den Reservebehältern aufgespeicherten Eiweissstoffe scheinen entsprechende Metamorphosen vorübergehend einzutreten, obgleich sich dieselben nicht wie die der Fette und Kohlehydrate durch mikrochemische Beobachtungen verfolgen lassen. So geht ein Theil des Caseïns in den Cotyledonen der Leguminosen während der Keimung in Albumin über; der in Wasser unlösliche Weizenkleber (im Endosperm) wird gelöst und in die Keimpflanze übergeführt. Auch tiefer greifenden Zersetzungen scheinen die Eiweissstoffe der Samen bei der Keimung zu unterliegen; das in den Keimtheilen vorübergehend auftretende Asparagin kann nur unter theilweiser Zersetzung der Eiweissstoffe sich bilden, nach Hosäus entsteht sogar Ammoniak und in diesem Falle ist auch die Bildung von Schwefelsäure auf Kosten des in den Eiweissstoffen enthaltenen Schwefels denkbar. Es scheint aber, dass diese unter dem Einflusse der energischen Oxydation, welcher der keimende Same unterliegt, entstehenden Zersetzungsproducte der Eiweissstoffe später, d. h. in den wachsenden Keimtheilen wieder zur Bildung von Eiweissstoffen verbraucht werden.

Das bisher Gesagte bezog sich auf Wachsthumsvorgänge, welche unter Verbrauch der in den Reservestoffbehältern aufgespeicherten Stoffe verlaufen; untersucht man nun in ähnlicher Weise Pflanzen, deren Reservenahrung aufgezehrt ist, deren grüne Blätter unter Mitwirkung des Lichts assimiliren und die zum Wachsthum der Knospen, Wurzeln u. s. w. nöthigen Stoffe bilden, so findet man in

den leitenden Geweben der Blattnerven, Blattstiele, Internodien bis zu den Knospen und Wurzelspitzen hin, dieselben Stoffe in ähnlicher Vertheilung und unter ähnlichen Metamorphosen, wie in den Keimtrieben. Daraus folgt nun, dass die chlorophyllhaltigen Assimilationsorgane für die wachsenden Theile der Pflanze dieselbe Bedeutung haben, wie die Reservestoffbehälter für die Keimtriebe, nur mit dem Unterschiede, dass jene die Baustoffe erst neu erzeugen, während sie in den Reservestoffbehältern nicht erzeugt, sondern nur aufbewahrt werden.

Die organischen Verbindungen, welche in den chlorophyllhaltigen Zellen unter Zersetzung von Kohlensäure und Wasser im Licht ursprünglich entstehen, sind gewöhnlich Kohlehydrate, und zwar meist Stärke, seltener Zucker, zuweilen vielleicht Fett. Ich habe gezeigt, dass die in den Chlorophyllkörpern normal vegetirender Pflanzen so gewöhnlich vorkommenden Stärkeeinschlüsse (p. 47) nur dann entstehen, wenn die Pflanze den bekannten Bedingungen der Assimilation unterliegt, wenn sie unter Einfluss des Lichts Kohlensäure und Wasser zersetzt; Keimpflanzen, welche durch Wachsthum im Finstern ihren Vorrath an Reservestoffen völlig erschöpft haben und dann der Einwirkung des Lichts ausgesetzt werden, bilden zunächst ihr Chlorophyll aus, und die ersten Stärkekörner, welche man einige Zeit später in der Pflanze auffindet, sind die im Chlorophyll, anfangs klein, dann immer mehr wachsend; erst später findet man Stärke auch in den leitenden Geweben der Blattstiele und Internodien bis zu den Knospen hin, die dann von neuem zu wachsen anfangen. Ich habe ferner gezeigt, dass diese in den Chlorophyllkörnern entstehenden Stärkeeinschlüsse im Finstern verschwinden, d. h. aufgelöst und in die leitenden Gewebe übergeführt werden. Bei Allium Cepa bildet das Chlorophyll keine Stärke, in den grünen Blättern dieser Pflanzen entsteht aber eine dem Traubenzucker ähnliche Substanz in grosser Menge, die sich durch alle Gewebe der Pflanze verbreitet; wo man im Chlorophyll Fetttropfen findet, da scheinen diese erst auf Kosten der dort gebildeten Stärke zu entstehen, wie namentlich aus den Vorkommnissen bei Spirogyra hervorzugehen scheint.

Die mikrochemische Verfolgung der Assimilationsproducte in den leitenden Geweben führt nun auch hier wieder zu dem Schluss, dass die in den chlorophyllhaltigen Zellen entstandene Stärke mannichfachen chemischen Metamorphosen unterliegt, bevor sie in die wachsenden Gewebe und in die Reservestoffbehälter gelangt. Zunächst ist zu erwähnen, dass auch während der eigentlichen Vegetationszeit die den wachsenden Theilen zugeleiteten Stoffe innerhalb des jungen Parenchyms, sobald es sich aus dem Urgewebe differenzirt, zur Bildung feinkörniger Stärke Anlass geben, welche sich hier zeitweilig, transitorisch anhäuft, um bei dem letzten raschen Wachsthum der Zellen zu verschwinden; in den ausgewachsenen Blättern wird dann von Neuem Stärke u. s. w. durch Assimilation erzeugt, in den leitenden Geweben treten später wieder Stärke und Stoffwechselproducte derselben auf, nicht um hier verwendet, sondern nur, um den noch jüngeren Theilen sugeleitet zu werden. — Die Metamorphosen der Baustoffe, welche aus den Assimilationsorganen den Reservestoffbehältern zufliessen, zeigen im Allgemeinen die umgekehrte Reihenfolge, wie bei der Keimung; die in den Blättern erzeugte Stärke verwandelt sich bei der wachsenden Runkelrübe in den Blattstielen in Glycose, aus welcher in der anschwellenden Wurzelknolle krystallisirbarer Rohrzucker entsteht, bei Helianthus tuberosus in Inulin, welches durch den

Stamm den unterirdischen Knollen zugeleitet wird, bei der Kartoffel, deren fertige Blätter Stärke bilden, findet man in den leitenden Geweben vorwiegend eine der Glycose ähnliche Substanz, die sich bis in den wachsenden Knollen hineinzieht und dort offenbar das Material zur Bildung der grossen Stärkemassen liefert; in den reifenden Früchten und Samen findet man gewöhnlich reichlich Glycose, welche mit der Reife aus dem Samen verschwindet, indem sich die Stärke in deren Reservestoffbehältern bildet; bei Ricinus entsteht das Fett des Endosperms offenbar auf Kosten der dem Samen zugeleiteten zuckerartigen Substanz; im Embryo derselben Pflanze, sowie der Cruciferen wird vorübergehend feinkörnige Stärke gebildet, welche mit der Reife verschwindet und durch fettes Oel ersetzt wird.

Ob nun auch die eiweissartigen Stoffe schon in den assimilirenden, chlorophyllhaltigen Zellen entstehen, oder nur hier entstehen können, ist eine noch ungelöste Frage; dass sie in den chlorophyllhaltigen Zellen der Algen entstehen ist nicht fraglich, ob sie aber bei Pflanzen mit differenzirten Geweben auch nur in den chlorophyllhaltigen Zellen sich bilden können, ist darnach nicht zu entscheiden; jedenfalls zeigen die Versuche über künstliche Ernährung der Hefepilze, dass diese im Stande sind aus Zucker und einem Ammoniak- oder salpetersauren Salz (unter Assistenz der Aschenbestandtheile) nicht nur Zellstoff, sondern auch Eiweissstoffe zu bilden, wie aus der Vermehrung des Protoplasmas der sich rasch vermehrenden Zellen folgt; können diess nun die farblosen Hefezellen, so darf man bis auf Weiteres glauben, dass auch die nicht chlorophyllhaltigen Zellen anderer Pflanzen Eiweissstoffe erzeugen, wenn ihnen nur von den Blättern her Kohlehydrate oder Fette (oder beides) und von der Wurzel her Ammoniak- oder salpetersaure Salze zugeführt werden. Dass die Bildung eiweissartiger Stoffe in dieser Weise wahrscheinlich innerhalb der leitenden Gewebe der Blattstiele und der Internodien stattfindet, darf aus der Ablagerung des oxalsauren Kalkes in diesen Geweben geschlossen werden, insofern bei der Bildung des letzteren die Schwefelsäure von dem Kalk getrennt wird, deren Schwefel in die chemische Formel der Eiweissstoffe eintritt. (Vergl. mein Handbuch der Experimental-Physiologie p. 345).

Wenn mit dem Schluss der Vegetationsperiode die Blätter sich entleeren, die einjährigen Theile absterben, so wird nicht nur die in jenen zuletzt gebildete Stärke, sondern auch die Substanz der Chlorophyllkörner selbst aufgelöst und durch die Blattstiele den Reservestoffbehältern zugeführt; die Blätter entleeren sich, alle noch nutzbaren Stoffe werden den dauernden Organen einverleibt; sie entfärben sich; gewöhnlich bleibt als Rest der aufgelösten Chlorophyllkörner eine Anzahl sehr kleiner, gelber glänzender Körnchen in den Mesophyllzellen zurück, die herbstlich entleerten Blätter sind dann gelb, und wenn sie roth erscheinen, rührt diess von einem rothen Safte her, der neben jenen Körpern die Zellen erfüllt; ausserdem bleiben in den abfallenden Blättern oft enorme Mengen von oxalsauren Kalkkrystallen übrig; die für die Pflanze werthvolleren Aschenbestandtheile, Phosphorsäure und Kali besonders wandern mit der Stärke und den protoplasmatischen Gebilden in die dauernden Theile über; so dass also die abfallenden Blätter nnr noch aus einem Gerüst von Zellhäuten und den für die Pflanze werthlosen Nebenproducten des Stoffwechsels bestehen.

Der Transport der assimilirten Stoffe in der Pflanze ist seiner Richtung

nach dadurch bestimmt, dass er einerseits von den Assimilationsorganen aus zu den wachsenden Theilen und zu den Reservestoffbehältern hin stattfindet, während des Erwachens der neuen Vegetation aber von den Reservestoffbehältern aus zu den wachsenden Organen; da neue Organe gewöhnlich ober- und unterhalb der Reservestoffbehälter und der assimilirenden Blätter entstehen, so versteht es sich von selbst, dass gleichzeitig auch die Bewegung der assimilirten Stoffe in entgegengesetzten Richtungen erfolgt.

Als leitende Gewebe für den Transport der Baustoffe dienen bei Pflanzen mit differenzirten Gewebesystemen einerseits das Parenchym, andererseits die dünnwandigen Zellen des Phloëms der Fibrovasalstränge; in dem immer sauer reagirenden Parenchym des Grundgewebes werden die Kohlehydrate und Fette, in dem Weichbast die eiweissartigen, schleimigen, alkalisch reagirenden Stoffe fortgeführt; nur bei sehr rascher Fortleitung, wie bei der Entleerung der Blätter im Herbst und bei sehr schnell wachsenden Pflanzen (Kürbis, Ricinus) werden kleine Mengen von Stärke auch in den Siebröhren aufgefunden. — Wo Milchsaftgefässe vorhanden sind, da stellen diese eine offene Verbindung zwischen allen Organen der Pflanze her; sie enthalten Eiweissstoffe, Kohlehydrate und Fette, aber auch Nebenproducte des Stoffwechsels, wie Kautschuk und giftige Stoffe.

Ihrer Form nach ist die Bewegung der assimilirten Stoffe gewöhnlich eine moleculare, d. h. Diffusionsbewegung, überall wo es sich um den Transport durch geschlossene Zellen handelt; der durch Gewebespannung und Turgor verursachte Druck strebt ausserdem dahin, die Säfte nach der Richtung des geringsten Widerstandes hin, der immer an den Verbrauchsorten liegt, zu treiben. In dem Systeme durchbohrter Siebröhren und in den Milchsaftgefässen wird die Bewegung der Stoffe nothwendig eine Massenbewegung sein, veranlasst durch ungleichen Gewebedruck an verschiedenen Stellen und durch die Zerrungen und Krümmungen, welche der Wind bewirkt.

So weit es sich um Diffusionsbewegungen handelt, gilt auch hier die Regel, dass jede Zelle, welche einen Stoff zersetzt, unlöslich macht, zum Wachsthum verbraucht, auf die gelösten Molecüle dieses Stoffes in der Nachbarschaft wie ein Anziehungscentrum einwirkt, die Molecüle strömen den Verbrauchsorten zu, weil durch den Verbrauch das moleculare Gleichgewicht der Lösung zerstört wird; andererseits wird jede Zelle, welche eine neue lösliche Verbindung erzeugt, wie ein Abstossungscentrum auf die gelösten Molecüle wirken, weil die beständig wachsende Concentration am Erzeugungsorte ein Hinströmen der Molecüle nach den Orten geringerer Concentration, die zumal an den Orten des Verbrauchs beständig sinkt, veranlasst. — Wenn solchergestalt Verbrauch und Erzeugung bestimmter Verbindungen die Diffusionsbewegung veranlassen, so muss in den Stoffmetamorphosen selbst, also in dem chemischen Process die nächste Ursache der molecularen Bewegung der gelösten Stoffe liegen. Die Metamorphosen finden, wie wir sahen, nicht nur an den Orten des Verbrauchs zum Wachsthum, sondern schon in den leitenden Geweben statt, und diese Erzeugung transitorischer Verbindungen muss die Bewegung nach den Orten der Ablagerung und des Wachsthums hin begünstigen. Ganz besonders ist in diesem Sinne die Bildung der unlöslichen Stärke eine wichtige Thatsache. Kommt es z. B. darauf an, die in den Blättern der Kartoffel erzeugte Stärke in die Knollen zu transportiren, so muss sie

nothwendig in eine lösliche Form übergehen, die wir in den leitenden Geweben des Stammes als Glycose vorfinden; würde sich aber diese Glycose in den Knollen nicht weiter verändern, so würde sich eine Glycoselösung von immer steigender Concentration in den leitenden Geweben und der Knolle gleichförmig vertheilen, eine vollständige Ansammlung des Reservestoffes in der Knolle allein, wäre unmöglich; allein die Glycose wird in der Knolle verbraucht zur Bildung von Stärkekörnern, es kann also beständig ein neues Quantum nachströmen, und so wird nach und nach die ganze Masse des in den Blättern erzeugten Materials in die Reservestoffbehälter übertragen; die Stärke wird erst in Glycose, diese wieder in Stärke verwandelt, und eben in diesem chemischen Processe liegt das Vehikel der Bewegung. Gewöhnlich wird schon in dem leitenden Parenchym transitorische Stärke gebildet, die natürlich nicht als solche von Zelle zu Zelle wandert, sondern dadurch sich fortbewegt, dass die Körner in der einen Zelle sich lösen, das Lösungsproduct diffundirt in die nächste Zelle und wird dort zur Bildung von Särkekörnern verbraucht, die sich dann wieder lösen u. s. w. — Wenn sich ferner in den Knollen der Runkelrübe Rohrzucker bildet, so wird dadurch die Bewegung der Glycose, welche aus der im Chlorophyll assimilirten Stärke entsteht, nach der Knolle hin gefördert; jedes Glycosetheilchen wird, wenn es in die Knolle gelangt chemisch verändert, verbraucht und somit das moleculare Gleichgewicht der Glycoselösung zerstört, die Wurzel wirkt wie ein anziehender Körper auf die Glycose in den Blattstielen, die beständige Entstehung von Glycoselösung in den Blättern aber auf Kosten der Stärke bewirkt dort ein Steigen der Concentration und ein Fortströmen der Molecüle gegen die Wurzel hin, wo die Concentration der Glycose beständig sinkt, indem die des Rohrzuckers steigt. — Denselben Sinn hat offenbar die Bildung des Inulins in den Dahlien- und Topinamburknollen, die Bildung der Fette in den reifenden Samen auf Kosten des ihnen zuströmenden Zuckers.

Die Mitwirkung des Druckes, den die Gewebespannung auf die Zellsäfte ausübt, zur Bewegung nach den Verbrauchsorten hin, folgere ich, auch wo es sich um geschlossene Zellen handelt, aus der Thatsache, dass an den Querschnittsflächen saftiger Organe namhafte Mengen von Gewebeflüssigkeit, sowohl aus dem Parenchym, wie aus den Cambiformzellen hervortreten, die offenbar durch innere Druckkräfte hervorgepresst werden. Da nun in den Knospen und Wurzelspitzen die Gewebespannung und der Turgor immer geringer ist als an den älteren Theilen, so wird von diesen aus das Streben zur Filtration der Säfte nach jenen hin vorhanden sein und in gleichem Sinne wie die Diffusion wirken.

Dass auch der Inhalt der durchbohrten Siebröhren und Milchsaftgefässe unter bedeutendem Druck von Seiten der umgebenden Gewebe steht, zeigt das massenhafte Ausquellen dieser Säfte bei Durchschneidung der Organe. Die dem Druck unterliegende Flüssigkeit wird innerhalb dieser Röhren dahin auszuweichen suchen, wo der Druck geringer ist, also wieder in die Knospen- und Wurzelspitzen; zugleich werden die Krümmungen und Zerrungen der Organe durch den Wind bewirken, dass die Inhaltsflüssigkeit der Siebröhren und Milchsaftgefässe von den sich krümmenden älteren Theilen aus gegen die spannungslosen Knospentheile hin gedrückt wird.

Das hier in gedrängtester Kürze Mitgetheilte stützt sich auf eine Reihe ausführlicher mikrochemischer und experimenteller Untersuchungen, welche ich in der Bot. Zeitung 1859, 1862, 1863, 1864, 1865, ferner in Pringsheims Jahrbuch f. wiss. Bot. Bd. III. p. 183 ff, fer-

ner in der Flora 1862. p. 129, 289 und Flora 1863. p. 33 und 193 beschrieben und in meinem Handbuche der Experimental-Physiologie in der Abhandlung »Stoffmetamorphosen« im Zusammenhange dargestellt habe. Die Begründung der hier mitgetheilten Anschauungen wird der Leser in diesen Schriften finden, hier mögen dagegen einige Beispiele zur besseren Veranschaulichung des über die Stoffmetamorphosen und über die Wanderung der assimilirten Stoffe Gesagten dienen, wobei im Voraus zn bemerken ist, dass ich unter Traubenzucker, oder Zucker schlechthin, eine im Zellsaft gelöste, Kupferoxyd leicht reducirende, in starkem Alkohol leicht lösliche Substanz verstehe, die indessen nicht immer genau dem Traubenzucker der Chemiker entsprechen mag, worauf bei dem hier verfolgten Zweck wenig ankommt.

1) Die Zwiebelschalen der Tulpe, d. h. die 4—5 farblosen, dicken, als Reservestoffbehälter dienenden Blätter, enthalten, so lange die Pflanze ruht, neben beträchtlichen Mengen schleimiger, eiweisssartiger Substanz, sehr viel grobkörnige Stärke in ihrem Parenchym. Zucker lässt sich um diese Zeit auf mikrochemischem Wege nicht nachweisen. Sobald die im Innern der Zwiebel verborgene Knospe des Laub- und Blüthenstengels, die sammt allen Blüthentheilen schon im vorigen Sommer angelegt ist, im Februar zu treiben beginnt und die Wurzeln aus dem Zwiebelkuchen austreten, findet man im Parenchym der Zwiebelschalen neben der Stärke auch kleine Mengen von Zucker; das ganze Parenchym und die Epidermis des Laubstengels, der jungen Laubblätter, des Perigons, der Antheren, Filamente und der Carpelle erfüllt sich mit feinkörniger Stärke, deren Substanz offenbar aus den Zwiebelschalen abstammt, wo die Stärkekörner sich in Zucker umwandeln, welcher in die wachsenden Organe hinüber diffundirt und dort, soweit er nicht unmittelbar verbraucht wird, wieder zur Bildung von Stärkekörnern das Material liefert.

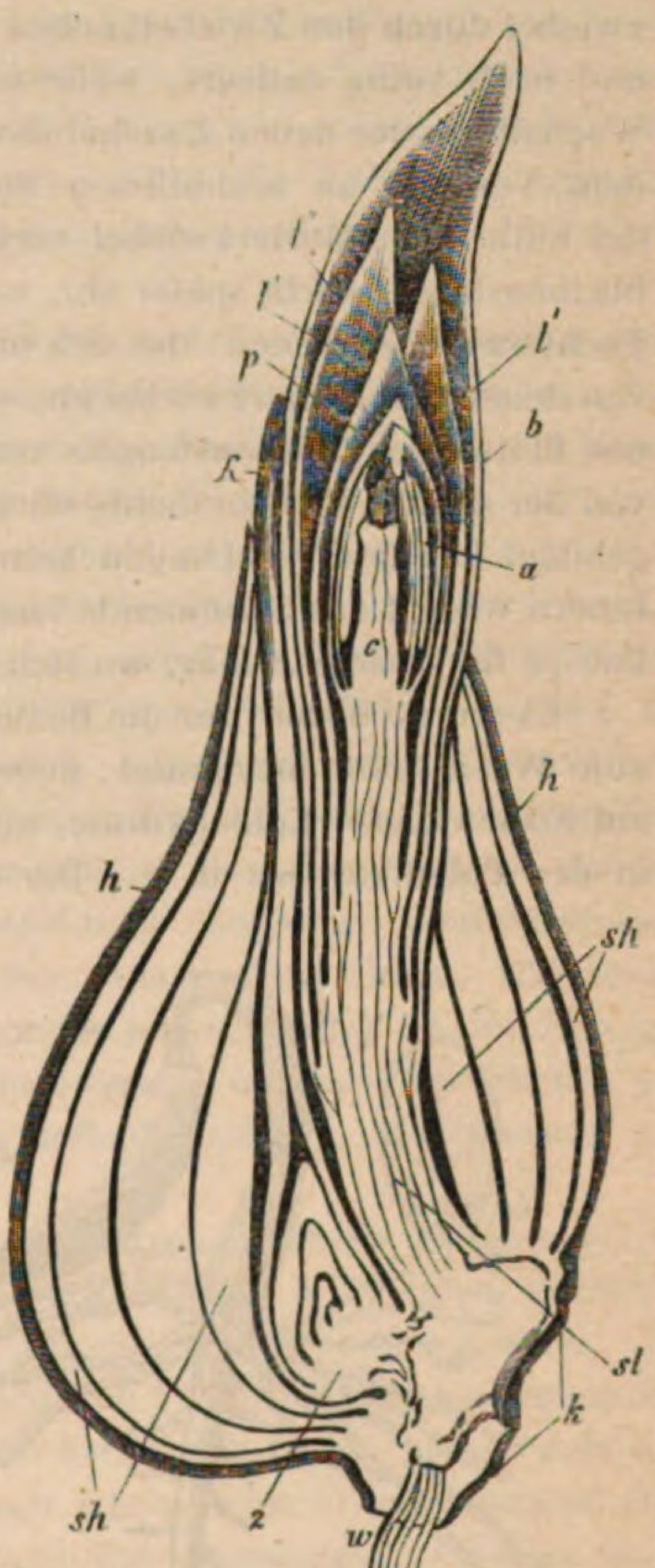


Fig. 347. Längsschnitt einer austreibenden Zwiebel von Tulipa praecox: *h* braune die Zwiebel überziehende Häute; *k* der Zwiebelkuchen, d. h. der die Zwiebelschalen (Niederblätter) *sh sh* tragende Stammtheil; *st* der verlängerte, die Laubblätter *l' l''* tragende Stammtheil, der oben in die terminale Blüthe übergeht; *c* der Fruchtknoten, *a* Antheren, *p* Perigon. — *z* Seitenknospe (junge Zwiebel) in der Axel der jüngsten Zwiebelschale; bei *λ* die Spitze des ersten Blattes dieser Seitenknospe, die sich als Ersatzknospe zur nächstjährigen Zwiebel ausbildet. — *w* die Wurzeln, welche an den Fibrovasalsträngen des Zwiebelkuchens entspringen.

Neben dem Verbrauch zu dem anfangs langsamen Wachsthum der Zellhäute dauert diese transitorische Stärkebildung, auf Kosten der in den Zwiebelschalen enthaltenen, in den jungen Internodien, Laubblättern und Blüthentheilen anfangs fort; die Zellen vergrössern sich und erfüllen sich immer mehr mit feinkörniger Stärke bis zu der Zeit, wo die Knospe über den Boden kommt (Fig. 347); alsdann erfolgt die rasche Streckung des Stengels, die Laubblätter breiten sich aus, die Blüthenknospe entfaltet sich; bei der raschen und beträchtlichen Vergrösserung der Zellen, welche diese Entfaltung bedingt, verschwindet nun in allen diesen Theilen die feinkörnige Stärke unter vorübergehendem Auftreten von Zucker; sie liefert das Material zum Wachsthum der Zellhäute; wenn sich alle oberirdischen Theile vollkommen entfaltet haben, sind ihre nun viel grösseren Zellen stärkeleer. Der entsprechende Verlust, den die Zwiebelschalen bis dahin erfahren,

macht sich an der Verminderung ihrer Stärkekörner deutlich bemerkbar, man findet sie in allen Stadien der Auflösung begriffen; gleichzeitig nimmt auch der Turgor der Zwiebelschalen ab, sie werden runzelig; die Zuckerbildung in ihnen auf Kosten der Stärke dauert noch fort, auch wenn die oberirdischen Theile ihr Wachsthum bereits beendigt haben; die in den Zwiebelschalen aufgespeicherte Stärke findet nämlich noch eine andere Verwendung; während sich der Blüthenstengel entfaltet, beginnt auch schon die Ersatzknospe in der Axel der obersten Zwiebelschale sich rasch auszubilden (angelegt war sie bereits im vorhergehenden Sommer); ihre Niederblätter schwellen an und füllen sich mit Stärke, der zum Wachsthum des Blüthenstengels nicht verbrauchte Rest derselben wandert aus den Schalen der Mutterzwiebel durch den Zwiebelkuchen in die junge Zwiebel (2 in Fig. 347); jene werden nach und nach völlig entleert, während die grünen Laubblätter am Licht assimiliren und zum Wachsthum der neuen Zwiebel das Ihrige beitragen, schrumpfen sie völlig zusammen; mit dem Verluste an assimilirten Stoffen geht der des Wassers Hand in Hand; die Schalen der blühenden Mutterzwiebel vertrocknen endlich zu dünnen braunen Häuten (auch der Blüthenstengel stirbt später ab), welche nun als schützende Hülle für die herangewachsene Tochterzwiebel dienen; die sich in Letzterer sammelnden Reservestoffe stammen zum Theil von denen der Mutterzwiebel ab, sie werden aber durch die Assimilationsproducte der grünen Blätter des Blüthenstengels vervollständigt. Ist dieser dann auch abgestorben, so bleibt von der ganzen Pflanze nichts übrig als die Ersatzknospe, die sich zur neuen Zwiebel ausgebildet hat und einstweilen keine neuen Organe entfaltet, sie ruht scheinbar; allein im Innern wächst das Stammende langsam weiter, erzeugt neue Blattanlagen und die Blüthenknospe für's nächste Jahr, wo sich dann der beschriebene Process wiederholt.

Es wurde bisher nur die Beziehung der Stärke und des aus ihr entstandenen Zuckers zum Wachsthum angedeutet; nebenher entstehen aber auch, und wahrscheinlich ebenfalls auf Kosten dieser Kohlehydrate, noch andere Stoffe, die Farbstoffe der Blüthe, das fette Oel in den Pollenkörnern u. a. Die in den Zwiebelschalen anfangs enthaltenen Eiweissstoffe entfernen sich aus ihnen ebenfalls, sie liefern das Material zur Bildung des Protoplasmas in den jungen Zellen des wachsenden Blüthenstengels, ein grosser Theil wird offenbar als Bildungsmaterial der Chlorophyllkörner in den ergrünenden Laubblättern verwendet, deren Aufgabe es nun ist, durch Assimilation mindestens ebensoviel Stoffe zu erzeugen, als zum Aufbau des wieder absterbenden Blüthenstengels verwendet worden sind und diese an die neue Zwiebel abzuliefern.

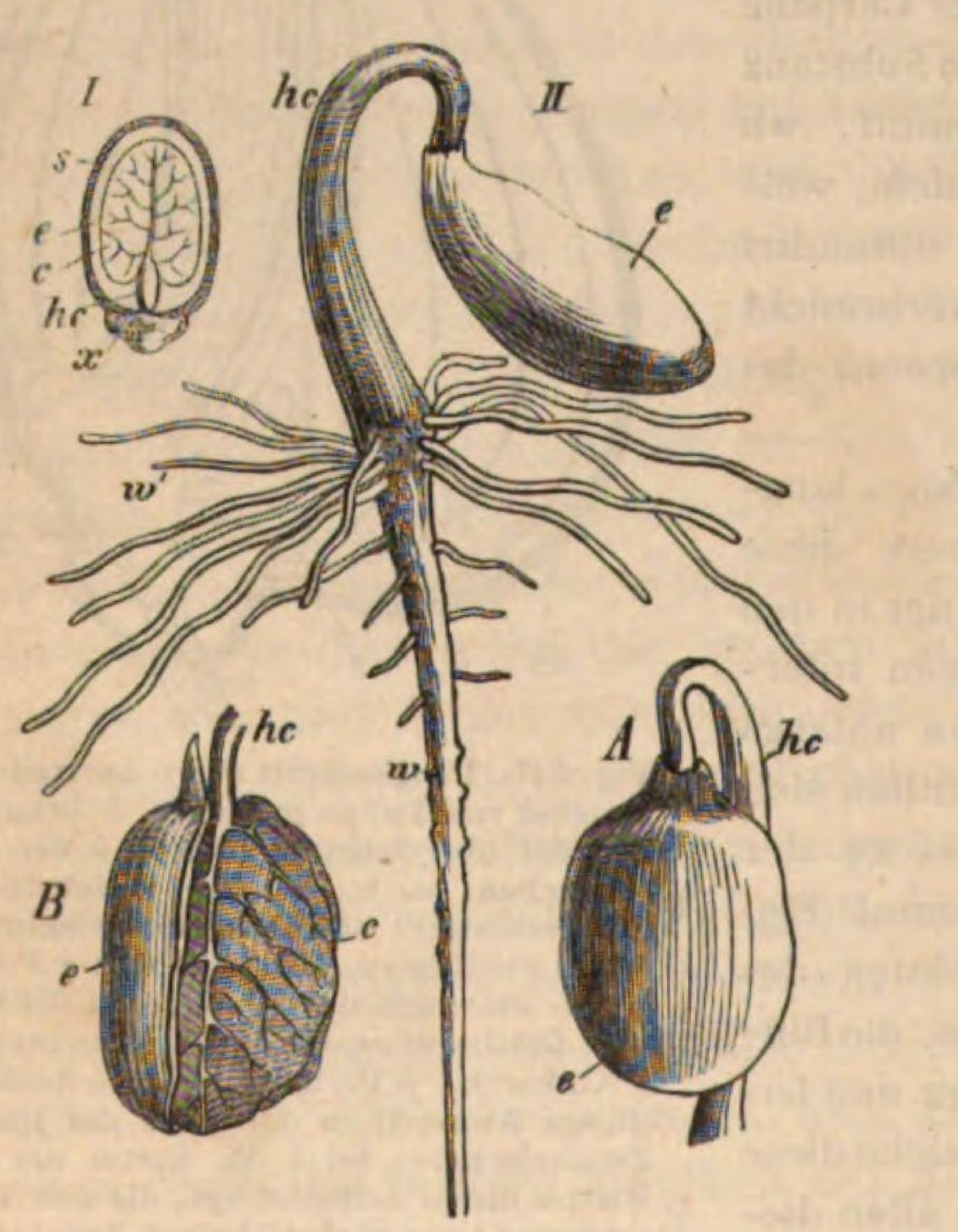


Fig. 348. Ricinus communis: *I* der reife Same längs durchschnitten, *II* die Keimpflanze, deren Cotyledonen noch im Endosperm stecken, was durch *A* und *B* noch näher ersichtlich wird. — *s* Samenschale, *e* Endosperm, *c* Cotyledon, *hc* hypocotyles Stammglied, *w* Hauptwurzel, *w'* Nebenwurzeln derselben; *x* ein den Euphorbiaceen eigenthümliches Anhängsel des Samens.

2) Der reife Same von Ricinus communis enthält einen Embryo von sehr geringer Masse inmitten eines reichlich entwickelten Endosperms; beide enthalten keine Stärke, auch keinen Zucker oder andere Kohlehydrate, wenn man von der sehr geringen Gewichtsmenge des Zellstoffs der dünnen Zellwände absieht. — Die Reservenahrung besteht aus sehr viel fettem Oel (bis zu 60 Proc.) und eiweissartigen Stoffen, deren Mengung und Gestaltverhältnisse schon p. 54 dargestellt wurden. — Das sehr geringe im Embryo enthaltene Quantum derartiger Stoffe

würde nur für eine erste und höchst unbedeutende Entwickelung der Keimtheile ausreichen, die enorme Vergrösserung derselben bei der Keimung muss daher fast ganz auf die Rechnung der im Endosperm abgelagerten Substanzen gesetzt werden. Das Endosperm von Ricinus wächst während der Keimung um ein sehr Beträchtliches, wie Mohl zuerst zeigte, das dazu verbrauchte Stoffquantum wird also dem Keime entzogen. Die beiden dünnen breiten Cotyledonen bleiben, mit ihren Oberflächen aneinander liegend, im Endosperm stecken, nachdem die Wurzel und das hypocotyle Stammstück längst aus dem Samen ausgetreten sind; sie berühren mit ihren Rückenflächen das Endospermgewebe, das sie allseitig umgiebt und nehmen die Reservestoffe aus ihm auf, indem sie sich langsam vergrössernd seinem Wachsthum folgen. Wenn die Keimtheile schon eine sehr beträchtliche Vergrösserung erfahren haben, die Wurzel viele Seitenwurzeln entwickelt hat, streckt sich das hypocotyle Glied derart, dass die Cotyledonen aus dem nun völlig entleerten, zu einem dünnhäutigen Sack zusammengeschrumpften Endosperm herausgezogen, über die Erde emporgehoben und am Licht ausgebreitet werden, wo sie noch beträchtlich fortwachsen und ergrünen, um fortan als erste Assimilationsorgane zu dienen.

Wie bei der Keimung aller ölhaltigen Samen entsteht auch hier im Parenchym jedes wachsenden Theils Stärke und Zucker, die erst nach vollendetem Wachsthum der betreffenden Gewebecomplexe aus diesen verschwinden. Da auch das Endosperm hier selbständig wächst, so wird, der allgemeinen Regel folgend, in ihm transitorisch Stärke und Zucker erzeugt. Die Cotyledonen nehmen das fette Oel, wie es scheint, als solches aus dem Endosperm in sich auf und von hier verbreitet es sich in dem Parenchym des hypocotylen Gliedes und der Wurzel, um erst in den wachsenden Geweben selbst als Material zur Bildung von Stärke und Zucker zu dienen, die ihrerseits nur Vorläufer der Zellhautbildung sind. Bei diesen Wachsthumsvorgängen entsteht aber auch Gerbstoff, der keine weitere Verwendung erfährt, er bleibt in den vereinzelten Zellen, wo er sich sammelt, bis nach beendigter Keimung anscheinend unverändert liegen; es ist kaum zweifelhaft, dass das Material zur Bildung dieses Gerbstoffs ebenfalls, wenn auch vielleicht erst nach vielfachen Metamorphosen, von dem fetten Oel des Endosperms abstammt. — Die Sauerstoffaufnahme, welche bei jedem Wachsthumsprocess, zumal auch bei allen Keimungen unentbehrlich ist, hat hier und bei sämmtlichen ölhaltigen Samen noch eine weitere Bedeutung, insofern die Bildung von Kohlehydraten auf Kosten des fetten Oels mit Sauerstoffaufnahme in die Substanz verbunden ist.

Da die Stoffmetamorphosen mit dem Wachsthum der einzelnen Theile gleichen Schritt halten, so ändert sich die Vertheilung der Stoffwechselproducte in den Geweben beständig und kann nur durch Beachtung aller hier obwaltenden Umstände verstanden werden. Die mikrochemische Untersuchung der Keimpflanze in dem durch Fig. 348 *II* repräsentirten Zustand ergiebt z. B. folgende Vertheilung: im Endosperm findet sich neben vielem Fett wenig Stärke und am Umfang auch Zucker; in den langsam wachsenden Cotyledonen ist Epidermis und Parenchym mit Fetttropfen erfüllt, zahlreiche Epidermiszellen enthalten Gerbstoff, Stärkekörnchen finden sich nur im Parenchym der Blattnerven; das hypocotyle Stammstück, jetzt eben im raschesten Wachsthum begriffen, enthält neben verhältnissmässig wenig Oel viel Stärke und Zucker im Parenchym, und zahlreiche Zellen der Epidermis und des Parenchyms sind mit Gerbstoff erfüllt. Die Hauptwurzel hat ihr Längen- und Dickenwachsthum vorerst vollendet (später, nach der Keimung beginnt es von Neuem), sie enthält in ihrem unteren Theile weder Stärke noch Zucker (erstere ist in der Wurzelhaube vorhanden), in ihrem oberen, wo die Seitenwurzeln entspringen und in diesen selbst ist noch Zucker vorhanden, der hier den fortwachsenden Spitzen der letzteren zugeleitet wird. — Wenn später das hypocotyle Glied sich gerade aufgerichtet hat und vorerst nicht mehr wächst, so sind in ihm Oel, Stärke, Zucker fast ganz verschwunden, dafür sind die Zellhäute gross geworden, die Gefässe und ersten Holz- und Bastzellen bereits verdickt u. s. w.; nach Aufrichtung des Keimstengels breiten sich die Cotyledonen stark wachsend aus, auch in ihnen verschwindet nun der Rest des fetten Oels, das sie aus dem Endosperm aufgenom-

men hatten, sammt der Stärke und dem Zucker. Somit ist die Keimpflanze nun in einen Zustand eingetreten, wo die stickstofffreien Reservestoffe verbraucht sind, dafür ist ein Gerüste fester und umfangreicher Zellhäute entstanden, als Nebenproduct ein Quantum von Gerbstoff in zahlreichen Zellen, sowie verschiedene andere im Samen nicht vorhandene Stoffe zurückgeblieben.

Die eiweissartigen Stoffe, welche im reifen Samen ein so eigenthümliches und inniges Gemenge mit dem Fett bilden und zum Theil in Form von Krystalloiden in den Aleuronkörnern des Endosperms enthalten sind, werden während der geschilderten Vorgänge ebenfalls aus dem Endosperm in die Keimtheile übergeführt, wo sie zur Bildung des Protoplasmas dienen; während der ganzen Keimungszeit findet man die Zellen der Fibrovasalstränge, später nur die des Phloëms mit eiweissartigem Schleim dicht erfüllt; in ihnen bewegen sich diese Stoffe offenbar zu den Wurzelspitzen hin, wo beständig neue Zellen gebildet werden; jede jüngste Anlage einer Seitenwurzel macht sich bei den Reactionen als eine Anhäufung eiweissartiger Substanz neben dem Fibrovasalstrange der Hauptwurzel bemerklich. Ein sehr namhafter Theil dieses Materials bleibt aber in dem oberen Stammtheile des Keimes, wo sich neue Blätter bilden und noch mehr in den Cotyledonen selbst, um das Material zur Bildung der zahlreichen Chlorophyllkörner zu liefern.

Nach dem Verbrauch der Reservestoffe am Ende der Keimung sind die Zellen mit Ausnahme der jüngsten Knospentheile und Wurzelspitzen frei von bildungsfähigem Stoff, bei grossen Volumen und Wassergehalt besitzt die Pflanze sehr geringes Trockengewicht, dieses ist sogar geringer als das des Samens, weil ein Theil der Substanz durch den Athmungsprocess zerstört ist. Aber aus dem früheren unthätigen Stoffvorrath sind lebensfähige Organe entstanden, die Wurzeln nehmen Wasser und gelöste Nährstoffe auf, die ergrünten Cotyledonen beginnen zu assimiliren, sie erzeugen Stärke in ihrem Chlorophyll, später findet sich diese auch in dem Parenchym der Stiele und im Stengel bis in die Knospe hinein, deren junge Blätter von den Assimilationsproducten des Chlorophylls fortwachsen; anfangs ist die Entfaltung neuer Blätter, die Verdickung und Verlängerung von Stamm und Wurzel sehr langsam; aber mit jedem neu entwickelten Blatt, jeder neuen aufsaugenden Wurzel ist die Arbeitskraft der Pflanze gesteigert, an jedem folgenden Tage kann sie mehr Baumaterial erzeugen, als an jedem vorhergehenden, und so steigert sich auch die Geschwindigkeit des Wachsthums.

Untersucht man eine Ricinuspflanze zur Zeit der kräftigsten Vegetation, wo die grünen Blätter das Material für den Stoffwechsel in allen Organen liefern, so findet man in ihrem Chlorophyll Stärke, die sich von hier aus durch das Parenchym der Blattnerven, Blattstiele in den Stamm abwärts bis in die Wurzel, aufwärts bis in die jungen noch nicht assimilirenden Blätter verbreitet; der Ueberschuss, der nicht unmittelbar zum Wachsthum verbraucht wird, lagert sich in reichlicher Menge im Mark und in den Markstrahlen ab; hier ist die Stärke (ausser im Chlorophyll) überall von Zucker begleitet, offenbar ist er es, der die Diffusion von Zelle zu Zelle vermittelt und zugleich immer wieder das Material zur Bildung neuer Stärkekörner liefert; der Zucker ist das in Diffusion befindliche, bewegliche, die Stärkekörner das vorübergehend ruhende Product.

Die Vertheilung von Stärke und Zucker zeigt ferner, dass sie vom Hauptstamme aus durch die Spindel der Inflorescenz und die Blüthenstiele in den parenchymatischen Geweben sich fortbewegend, in die jungen Gewebe der Blüthentheile, der wachsenden Frucht und der Samenknospen eindringen, um dort zur Bildung von Zellstoff verbraucht zu werden; zumal in der nächsten Nähe derjenigen Zellschichten, die später das harte Endocarp und die feste Samenschale bilden, sammelt sich die zugeleitete Stärke in reichlicherer Menge für den hier ausgiebigeren Verbrauch, um nach völliger Ausbildung dieser Gewebeschichten auch hier zu verschwinden.

Durch den Samenträger wird Stärke und Zucker den Samenknospen zugeführt; sie verbreiten sich in den Integumenten und im Umfang des Knospenkerns; in das heranwachsende Endosperm tritt reichlich Zucker ein, der das Material zur Bildung des fetten Oels

liefert, welches nach und nach, während immer neue Zuckermengen von aussen eintreten, sich anhäuft. Im heranwachsenden Embryo erfüllen sich die Zellen zu einer gewissen Zeit mit feinkörniger Stärke, die dann völlig verschwindet und durch fettes Oel ersetzt wird. Alles weist darauf hin, dass das Fett des reifen Ricinussamens aus der Stärke und dem Zucker entsteht, die ihm während der Reifezeit aus den Assimilationsorganen zugeführt wurden, aber auch das harte holzige Pericarp und die Samenschale haben ihr Bildungsmaterial in jenen Stoffen gefunden. Die in den jungen Blättern sich ansammelnden Eiweissstoffe, aus denen die Chlorophyllkörner sich bilden, sowie diejenigen Quantitäten dieser Substanzen, welche im Samen sich als Reservenahrung aufhäufen, werden in den Siebröhren und Cambiformzellen der Fibrovasalstränge aus dem Stamme herbeigeleitet.

3) Die Aufnahme assimilirter Stoffe in die Pflanze von aussen her findet bei Keimpflanzen, deren Reservestoffe im Endosperm enthalten sind, bei Parasiten[1]) und den chlorophyllfreien Humusbewohnern statt. — Die Keimpflanzen, in dieser Beziehung am besten bekannt, zeigen, wie die Reservestoffe des Endosperms in die aufnehmenden Organe (hier fast immer Blattgebilde) übergehen können, ohne dass eine wirkliche Verwachsung des Saugorgans mit dem Endosperm vorhanden ist; sie liegen einander nur dicht an und können leicht, ohne irgend eine Verletzung von einander abgehoben werden (z. B. bei Ricinus Fig. 348). Es ist unzweifelhaft, dass die Stoffmetamorphosen im ernährenden Endosperm der keimenden Samen, sowie die Bewegungen der gelösten Stoffe aus dem Endosperm in das aufsaugende Organ, durch den Keim selbst hervorgerufen werden; das Verhalten des Endosperms der keimenden Dattel (p. 444, Fig. 325), welches von dem zarten Gewebe des zum Cotyledonarblatt gehörenden Saugorgans aufgesogen wird, zeigt deutlich, dass die harten Verdickungsschichten der Endospermzellhäute unter dem Einflusse dieses Organs erst aufgelöst (in Zucker verwandelt) und dann aufgesogen werden; offenbar geht aus dem Saugorgane ein Stoff in das Endosperm hinüber, der diese Metamorphose des Zellstoffs bewirkt. Gleichzeitig werden auch Fett und Eiweissstoffe des Endosperms in den Keim aufgenommen, wo alle leitenden Parenchymtheile mit Zucker und transitorischer Stärke erfüllt sind, so lange das Endosperm noch nicht ganz ausgesogen ist. — Ebenso gehen wohl auch bei den Gräsern Stoffe aus dem Keim in das Endosperm über, die dort die Lösung und chemische Metamorphose der Stärke und Eiweissstoffe erst bewirken, bevor diese von dem Scutellum, welches nicht in die Höhlung des Endosperms vordringt, aufgesogen werden (p. 122, Fig. 102 und p. 149).

Die Saugwurzeln der Parasiten dringen in das Gewebe der Nährpflanzen ein und verwachsen mit diesem oft auf das Innigste; dass auch hier die Anregung zum Uebertritt der Assimilationsproducte der Nährpflanze in den Parasiten von diesem selbst ausgeht, ist gewiss nicht zweifelhaft; der Parasit wirkt auf die leitenden Gewebemassen der Nährpflanze wie eine wachsende Knospe der letzteren selbst; weil er die Stoffe verbraucht und ändert, dringen sie in ihn ein.

Die von dem Saugorgan der Keimpflanzen ausgehende lösende und chemisch verändernde Wirkung auf die Endospermstoffe giebt uns einen Fingerzeig für das Verständniss der Nahrungsaufnahme der chlorophyllfreien Humusbewohner; ihre aufsaugenden Organe bewirken wahrscheinlich erst die Lösung und chemische Umänderung der organischen, verwesenden Bestandtheile des Humus. Ebensowenig, wie man mit Wasser den Zellstoff des Endosperms der Dattel, oder die Stärke des Endosperms der Gräser, oder das Fett des Ricinussamens extrahiren kann, ebensowenig giebt das verwesende Laub, in welchem Monotropa, Epipo-

1) Chlorophyllreiche Parasiten, wie die Loranthaceen, können selbst assimiliren und brauchen daher ihrer Nährpflanze nur Wasser und Mineralstoffe zu entziehen. Vergl. Pitra in Bot. Zeitung 1861, p. 63.

gum und Corallorrhiza wachsen, seine noch vorhandenen nutzbaren Stoffe an Wasser ab; aber diese Pflanzen ernähren sich dennoch von diesen Stoffen. Auffallend und merkwürdig ist dabei der Umstand, dass die Wurzeln der chlorophyllfreien Humuspflanzen eine so geringe Zahl und Länge erreichen, wie bei Neottia, oder gar fehlen, wie bei den zwei letztgenannten; diese Pflanzen wachsen bis zum Aufblühen in dem ernährenden Substrat verborgen und mögen mit ihrer ganzen Oberfläche auf die Umgebung wirken; auch sei hier darauf hingewiesen, dass bei den Keimpflanzen die aufsaugende Fläche eine in Anbetracht der grossen Leistung sehr geringe ist, und so ist es auch bei den Saugwurzeln der Cuscuta, Orobanche u. a.

§ 7. Die Athmung der Pflanzen[1]) besteht wie bei den Thieren in der beständigen Aufnahme von atmosphärischem Sauerstoff in die Gewebe, wo derselbe Oxydationen und in deren Folge noch andere chemische Veränderungen der assimilirten Stoffe bewirkt; Bildung und Aushauchung von Kohlensäure, deren Kohlenstoff aus der Zersetzung organischer Verbindungen herrührt, wird dabei jederzeit beobachtet, die Erzeugung von Wasser auf Kosten der organischen Substanz in Folge des Athmungsprocesses wird aus den Ergebnissen der Elementaranalysen ungekeimter und keimender Samen gefolgert. — Vegetationsversuche zeigen auf das Bestimmteste, dass das Wachsthum und der damit nothwendig verbundene Stoffwechsel in den Geweben nur so lange stattfindet, als Sauerstoffgas von aussen her in die Pflanze eindringen kann; in einer sauerstofffreien Atmosphäre findet kein Wachsthum statt und wenn die Pflanze längere Zeit in einem solchen Raume verweilt, so stirbt sie endlich ab. Je energischer das Wachsthum und die chemischen Veränderungen in den Geweben sind, desto mehr Sauerstoff wird aufgenommen, desto mehr Kohlensäure ausgehaucht; daher sind es vorzugsweise die rasch keimenden Samen, die sich entfaltenden Blatt- und Blüthenknospen, an denen eine energische Athmung beobachtet wird; sie verbrauchen in kurzer Zeit das Mehrfache ihres Volumens an Sauerstoff zur Kohlensäurebildung; aber auch alle anderen Organe, alle einzelnen Zellen athmen beständig in dieser Weise, und nicht blos die mit dem Wachsthum zusammenhängenden chemischen Veränderungen sind von der Gegenwart freien Sauerstoffs in den Geweben abhängig, sondern auch die Bewegungen des Protoplasmas hören in einer dieses Gases beraubten Umgebung auf und die Fähigkeit der periodisch beweglichen und der reizbaren Organe, sich zu bewegen, verschwindet, wenn ihnen das Sauerstoffgas entzogen wird, geschieht diess nur für kürzere Zeit, so kehrt die Beweglichkeit nach abermaligem Zutritt des Sauerstoffs zurück.

Die Athmung der Pflanzen ist wie die der Thiere mit einem Verlust an assimilirter Substanz verbunden, der bei assimilirenden Pflanzen allerdings viel geringer ist, als der Gewinn an solcher durch die Thätigkeit der chlorophyllhaltigen Zellen am Licht; wenn aber, wie bei der Keimung der Samen ein energisches Wachsthum mit ausgiebiger Athmung verbunden ist, ohne dass gleichzeitig neue Assimilationsproducte den Verlust ersetzen, so kann der letztere sehr bemerklich werden, die wachsende Pflanze wird leichter; im Finstern keimende Samen können auf diese Weise fast die Hälfte ihres Trockengewichts verlieren, und es scheint,

1) Die speciellen Nachweisungen für alles hier Gesagte siehe in meinem Handbuche der Experimental-Physiologie IX: Die Wirkungen des atmosphärischen Sauerstoffs.

dass dieser Verlust ausschliesslich durch Zersetzung der stickstofffreien Reservestoffe, durch Verbrennung derselben zu Kohlensäure und Wasser bewirkt wird. Besteht übrigens die stickstofffreie Reservenahrung aus fettem Oel, also aus sehr sauerstoffarmer Substanz, so verbleibt ein Theil des eingeathmeten Sauerstoffs in der keimenden Pflanze, indem sich auf Kosten des Fettes die sauerstoffreicheren Kohlehydrate, Stärke und Zucker bilden.

Der mit der Athmung verbundene Verlust an assimilirter Substanz müsste zwecklos erscheinen, wenn es überhaupt nur auf eine Anhäufung der Assimilationsproducte ankäme; allein diese selbst werden ja nur für die Zwecke des Wachsthums und aller Lebensveränderungen erzeugt; das ganze Leben der Pflanze besteht in complicirten Bewegungen der Molecüle und Atome, und die zu diesen Bewegungen nöthigen Kräfte werden durch die Athmung frei gemacht; indem der Sauerstoff einen Theil der assimilirten Substanz zersetzt, werden weiter gehende chemische Veränderungen in dem übrigen Theile eingeleitet, die ihrerseits zu Diffusionsströmungen Anlass geben, diese bewirken das Zusammentreffen solcher Stoffe, die wieder chemisch auf einander einwirken u. s. w. Ganz augenfällig macht sich die Abhängigkeit der Bewegungen von der Athmung an dem Protoplasma und den beweglichen Blättern geltend, die, wie erwähnt, ihre Beweglichkeit verlieren, wenn ihnen der Sauerstoff entzogen ist. Diese Erwägungen führen zu dem Schluss, dass die Athmung für die Pflanze wesentlich dieselbe Bedeutung hat, wie für das Thier, durch sie wird beständig das chemische Gleichgewicht der Stoffe gestört und die innere Bewegung erhalten, die das Wesen des Lebens ausmacht; die Athmung ist zwar eine Quelle des Verlustes an Substanz, aber sie ist dafür auch die beständige Quelle, aus welcher die zu den inneren Bewegungen nöthigen Kräfte fliessen.

Die Verbindung des eingeathmeten Sauerstoffs mit einem Theil des Kohlenstoffs der assimilirten Substanz zu Kohlensäure ist wie jede Verbrennung mit Erzeugung eines entsprechenden Wärmequantums verbunden, was aber nur selten zu einer wahrnehmbaren Temperaturerhöhung der Gewebemassen führt, weil die Athmung und somit die Wärmebildung im Allgemeinen nicht sehr ausgiebig, die Abkühlung (der Wärmeverlust) bei der Pflanze aber sehr begünstigt ist. Auch in dieser Beziehung lassen sich die Pflanzen mit den kaltblütigen Thieren vergleichen. — Wenn in den Zellen durch den Athmungsprocess ein Wärmequantum frei wird, so vertheilt es sich zunächst auf die grosse Wassermasse, welche die Zelle und die ganze Pflanze durchtränkt; ist diese eine Wasserpflanze, so wird jeder kleinste Temperaturüberschuss sofort von dem umgebenden Wasser ausgeglichen, ist es eine Landpflanze, so wirkt die Verdunstung an den oberirdischen Theilen stark abkühlend, ganz ungerechnet die Wirkung der Wärmeausstrahlung, die durch die grosse Flächenentwickelung der meisten Pflanzen, durch die Behaarung besonders begünstigt wird; bei diesen Ursachen starken Wärmeverlustes kann es nicht auffallen, dass die in der Luft ausgebreiteten Pflanzentheile sogar kälter sind als diese, obgleich ihre Athmung beständig kleine Wärmemengen erzeugt. Werden die Ursachen des Wärmeverlustes beseitigt, so gelingt es aber, die mit der Athmung verbundene Temperaturerhöhung mit dem Thermometer zu beobachten; es geschieht diess schon durch Zusammenhäufung rasch wachsender und athmender Keimpflanzen, wie die bedeutende Erwärmung der Gerstenkeime bei der Malzbereitung zeigt, die von Göppert auch für viele andere kei-

mende Samen, Knollen und Zwiebeln nachgewiesen wurde; schwieriger ist dieser Nachweis bei den mit grünen Blättern versehenen Pflanzen.

Bei manchen Blüthen und Inflorescenzen ist die Bildung von Kohlensäure unter Einathmung von Sauerstoff sehr energisch, zugleich durch geringere Flächenbildung der Organe und schützende Hüllen die Ausstrahlung der erzeugten Wärme vermindert, und in solchen Fällen werden dann sehr namhafte Temperaturerhöhungen der Gewebemassen beobachtet; so vor Allem am Spadix der Aroideen zur Zeit der Befruchtung, der (zumal bei warmer Luft) einen Temperaturüberschuss von 4—5^0 C., oft selbst von 10^0 C. und mehr erkennen lässt; auch an den Einzelblüthen von Cucurbita, Bignonia radicans, Victoria regia u. a. sind minder beträchtliche Selbsterwärmungen beobachtet worden.

In den wenigen Fällen, wo bis jetzt Lichtentwickelung (Phosphorescenz) an lebenden Pflanzen beobachtet wurde, hängt diese merkwürdige Erscheinung von der Sauerstoffathmung ab; für Agaricus olearius (in der Provence) wurde diess von Fabre bestimmt nachgewiesen; dieser Pilz leuchtet nur, so lange er lebt und hört sofort zu leuchten auf, wenn ihm der Sauerstoff entzogen wird; die Athmung ist auch hier eine sehr ausgiebige. Ausser dem genannten Pilz sind noch Agaricus igneus (Amboina), A. noctilucens (Manilla), A. Gardneri (Brasilien) und die Rhizomorphen als selbstleuchtend bekannt; die Angaben über das Leuchten verschiedener Blüthen sind von höchst zweifelhaftem Werth.

Drittes Kapitel.

Allgemeine Lebensbedingungen der Pflanzen.

§ 8. Die Abhängigkeit der Vegetation von den Wärmezuständen[1]) kann in wissenschaftlicher Weise nur dann erkannt werden, wenn man die Einwirkungen bestimmter und verschiedener Temperaturgrade auf die einzelnen Lebenserscheinungen der Pflanzen, auf die einzelnen Vorgänge der Assimilation und des Stoffwechsels, der Diffusionen, des Wachsthums, der Aenderungen des Turgors und der Gewebespannung, der Protoplasmabewegungen und der Krümmungen reizbarer und periodisch beweglicher Organe u. s. w. untersucht.

Die Feststellung der darauf bezüglichen Thatsachen hängt aber davon ab, dass man in jedem gegebenen Falle die Temperatur der Pflanze, oder besser des fraglichen Pflanzentheils, in welchem der zu untersuchende Process verläuft, wirklich kennt, was häufig mit grossen Schwierigkeiten verbunden, zuweilen kaum möglich ist. — Abgesehen von den meist unerheblichen Temperaturveränderungen, welche durch die Athmung im Innern der Pflanze veranlasst werden, hängt nämlich die Temperatur jeder Zelle von ihrer Lage in der Gewebemasse und den Temperaturschwankungen der Umgebung ab; zwischen dieser und der Pflanze selbst findet ein beständiger Wärmeaustausch durch Leitung und Strahlung statt,

1) Speciellere Nachweisungen vergleiche in meinem Handbuche der Experimental-Physiologie p. 48 ff.

welcher ganz wesentlich die Temperatur eines Pflanzentheils zu einer gegebenen Zeit bedingt.

Bezüglich der Wärmeleitung ist nun zunächst hervorzuheben, dass alle Pflanzentheile schlechte Leiter sind, die Temperaturdifferenzen zwischen ihnen und der sie berührenden Luft, Erde oder dem Wasser gleichen sich nur langsam aus; ferner ist die Leitungsfähigkeit nach verschiedenen Richtungen wahrscheinlich immer verschieden, sie verhält sich z. B. in der Längs- und Querrichtung des trockenen Holzes wie 1,25 : 1 bei Acacie, Buxbaum, Cypresse, wie 1,8 : 1 bei Linde, Erle, Kiefer.

Die Wärmestrahlung ist dafür bei den meisten Pflanzentheilen eine sehr ausgiebige und rasch wirkende Ursache der Temperaturänderungen, die vorzugsweise dahin gerichtet sind, Unterschiede im Wärmezustand der Pflanze und ihrer Umgebung hervorzurufen, besonders dann, wenn die Pflanzentheile bei geringer Masse eine grosse und haarige Oberfläche besitzen, wie viele Blätter und Internodien. Es ist hierbei zu beachten, dass das Emissionsvermögen eines Körpers seinem Absorptionsvermögen für Wärmestrahlen gleich ist, dass die Strahlung nicht bloss von der Temperatur, sondern auch der Diathermanität des umgebenden Mediums abhängt.

Bei den oberirdischen in Luft befindlichen Pflanzentheilen kommt zu diesen Ursachen noch die Verdunstung des Vegetationswassers als energisch wirkende Ursache der Abkühlung hinzu, insofern das verdunstende Wasser die dazu nöthige Wärmemenge der Pflanze selbst entzieht und sie somit kälter macht.

Diese Verhältnisse, deren speciellere Darstellung uns hier zu weit führen würde, müssen bei Untersuchungen über den Einfluss der Temperatur auf einzelne Vegetationsprocesse immer in erster Linie berücksichtigt werden. Im Allgemeinen darf man annehmen, dass unter ihrem gemeinsamen Einflusse die kleinen Wasserpflanzen und unterirdischen Pflanzentheile gewöhnlich ungefähr dieselbe Temperatur haben, wie das sie umgebende Medium, wenn die Temperatur in diesem selbst nicht zu sehr schwankt; dass dagegen Blätter und dünne Stengeltheile in freier Luft meist kälter sind als diese, während massive Stämme von Holzpflanzen vermöge ihrer langsamen Wärmeleitung bald wärmer, bald kälter als diese sein können. Wie bedeutend sich flächenreiche Pflanzentheile durch Wärmestrahlung unter die Temperatur der Luft abkühlen können, zeigt die Thatsache, dass in hellen Nächten ein in den Rasen einer der Ausstrahlung ausgesetzten Wiese gehängtes Thermometer mehrere Grade weniger zeigt, als in der darüber befindlichen Luft; hat die letztere nur wenige Grade über 0°, so kann auf diese Weise die Belaubung einer Pflanze unter 0° sinken und der Gefahr des Erfrierens ausgesetzt werden. Die Thaubildung in Sommernächten und der Reif, der sich zumal im Spätherbst in so grosser Masse auf Pflanzen absetzt, zeigen die Wirkung der Abkühlung durch Ausstrahlung auffallend genug. — Sehr verwickelt wird aber das Verhältniss der Temperatur der Pflanze zu der der Umgebung, wenn es sich um massive Gebilde, wie dickere Baumstämme, handelt, weil hier die Längsleitung im Holz, die davon verschiedene Querleitung und andere Verhältnisse mit der Wirkung der Ausstrahlung und Strahlenabsorption durch die Rinde zusammenwirken; im Allgemeinen ist, wie aus den schönen Untersuchungen von Krutzsch hervorgeht, der Baumstamm während des Tages kälter, Abends und in der Nacht aber wärmer als die umgebende Luft.

Ueber die Volumenänderungen der Gewebemassen und einzelner Zellentheile bei schwankender Temperatur ist so gut wie nichts bekannt; selbst die Verkürzung oder Verlängerung irgend einer Dimension noch ganz unsicher bestimmt. Die von Caspary als Wärme-Ausdehnungscoëfficienten des Holzes bezeichneten Zahlen beruhen auf unzulässigen Beobachtungen und völligem Missverstehen der Vorgänge in den beobachteten Objecten [1]; wenn bei Temperaturen tief unter 0° Krümmungen an Blattstielen und Baumästen eintreten, so ist das natürlich nicht allein (wenn überhaupt) Folge verschiedener Wärmeausdehnungscoëfficienten verschiedener Gewebeschichten, sondern zunächst und vorwiegend Folge des Umstandes, dass das Vegetationswasser gefriert, die Zellhäute wasserärmer werden und demnach sich zusammenziehen, je nach ihrem Imbibitions- und Verholzungszustand mehr oder weniger; die Erscheinung beruht also zunächst auf der Aenderung der Quellungszustände und des Turgors bei verschiedener Temperatur (vergl. den Schluss dieses Paragraphen).

Besseres und mehr, wenn auch sehr lückenhaft, ist über den Einfluss verschiedener Temperaturgrade auf die Lebenserscheinungen der Pflanzen bekannt; es ist in dieser Beziehung zunächst die wichtige Thatsache hervorzuheben, dass jede Function in bestimmte Temperaturgrenzen eingeschlossen ist, innerhalb deren sie allein stattfindet; d. h. *jede Function tritt erst dann ein, wenn die Temperatur der Pflanze oder des betreffenden Pflanzentheils einen bestimmten Grad über dem Gefrierpunct der Säfte erreicht, und sie hört auf, wenn eine bestimmte höchste Temperatur eintritt, die, wie es scheint, niemals dauernd über 50° C. betragen darf*, so dass das Pflanzenleben, d. h. der Verlauf der Vegetationsprocesse zwischen die Grenzwerthe 0° und 50° C. im Allgemeinen eingeschlossen zu sein scheint; dabei ist aber zu beachten, dass gleichnamige Functionen bei verschiedenen Pflanzen sehr verschiedene Grenzwerthe haben können und dass dasselbe für verschiedene Functionen der Pflanze gilt. Einige Beispiele mögen diess erläutern.

Da die Zellsäfte als wässrige oft recht concentrirte Lösungen bei 0° noch nicht zu gefrieren brauchen, so ist es immerhin denkbar, dass einzelne Wachsthumsvorgänge bei dieser Temperatur der Umgebung stattfinden können, obwohl die Thatsachen selbst noch nicht hinreichend festgestellt sind; so sollen manche höhere Pflanzen bereits unter einer Schneedecke im zeitigen Frühjahr zu wachsen beginnen, Protococcus nivalis und andere Organismen, die den »rothen Schnee« bilden, im Schnee eingesenkt leben. — Die Angaben verschiedener Beobachter über die höchste Temperatur des Wassers, in welchem noch manche niedere Algen wachsen, weichen unter einander sehr ab, und vielleicht ist Regel's Angabe, wonach das Wasser unter 40° C. warm sein muss, wenn Pflanzen darin wachsen sollen, die wahrscheinlichste; ich habe mich davon überzeugt, dass sehr verschiedene Pflanzen einen Aufenthalt von nur 10 Minuten in Wasser von 45—46° C. mit dem Leben bezahlen, während in Luft befindliche Phanerogamen 48° bis 49° C. längere Zeit ertrugen, bei 51° C. aber schon nach 10 bis 30 Minuten ihre

1) The international horticultural Exhibition and botanical congress held in London 1866, p. 116.

Lebensfähigkeit verloren (wobei natürlich eine etwaige Beschädigung durch Austrocknung vermieden wurde).

Das Wachsthum der Keimtheile auf Kosten der Reservestoffe beginnt nach meinen Untersuchungen [1]) bei Weizen und Gerste schon unterhalb 5⁰ C., bei Phaseolus multiflorus und Zea Mais mit 9, 4⁰ C., bei Cucurbita Pepo mit 13,7⁰ C. Sind aber die Reservestoffe des Samens verbraucht, so muss, wie es scheint, immer eine höhere Temperatur eintreten, damit das Wachsthum auf Kosten neu assimilirter Substanz fortgesetzt werde. Die höchsten von mir beobachteten Keimungstemperaturen lagen für Phaseolus multiflorus, Zea Mais, Cucurbita Pepo bei ungefähr 42⁰ C., für Weizen, Gerste, Erbsen bei ungefähr 37—38⁰ C.

Die niedrigste Temperatur für das Ergrünen der Chlorophyllkörner liegt für Phaseolus multiflorus und Zea Mais bestimmt oberhalb 6⁰ C. und wahrscheinlich unter 15⁰ C., bei Brassica Napus oberhalb 6⁰ C., bei Pinus Pinea zwischen 7⁰ und 11⁰ C. Die höchstmögliche Temperatur für das Ergrünen der schon vorhandenen (noch gelben) Blätter liegt für die erstgenannten Pflanzen oberhalb 33⁰ C., für Allium Cepa oberhalb 36⁰ C.

Die Sauerstoffabscheidung und dem entsprechend die Assimilation beginnt bei Potamogeton in Wasser zwischen 10 und 15⁰ C., (nach Cloëz und Gratiolet) bei Vallisneria oberhalb 6⁰ C. Bei vielen Moosen, Algen und Flechten mag die Assimilation vielleicht auch schon bei niedrigeren Temperaturen stattfinden; eine Maximaltemperatur für diese Function ist nicht bekannt.

Die Reizbarkeit und periodische Bewegung der Mimosenblätter tritt erst ein, wenn die Temperatur der umgebenden Luft 15⁰ C. übersteigt; die raschen periodischen Schwingungen der seitlichen Blättchen von Hedysarum gyrans finden nur bei Temperaturen über 22⁰ C. statt (Kabsch). Die obere Temperaturgrenze für die Reizbarkeit der Mimosenblätter hängt von der Dauer der Erwärmung ab, in Luft von 40⁰ C. werden sie binnen einer Stunde, in solcher von 45⁰ C. binnen einer halben Stunde, in solcher von 40 — 50⁰ C. binnen wenigen Minuten starr, können dann aber bei sinkender Temperatur wieder reizbar werden; dagegen bewirken 52⁰ C. dauernde Unbeweglichkeit und den Tod.

Die untere Temperaturgrenze für die Beweglichkeit des strömenden Protoplasmas von Nitella syncarpa liegt nach Nägeli bei 0⁰; dagegen für das der Haare von Cucurbita nach meinen Beobachtungen bei einer Lufttemperatur von 10 bis 11⁰ C. — Die obere Temperaturgrenze für die Protoplasmaströmungen liegt bei Nitella syncarpa nach Nägeli bei 37⁰ C., bei den Haaren von Cucurbita steht die Strömung, wenn sie in Wasser von 46—47⁰ C. getaucht sind binnen zwei Minuten still, in Wasser von 47 — 48⁰ C. binnen einer Minute; in Luft können diese Haare zehn Minuten lang 49 bis 50,5⁰ C. ertragen, ohne dass die Strömung aufhört; die in den Filamenthaaren von Tradescantia hört in Luft von 49⁰ C. binnen drei Minuten auf, um bei niedrigerer Temperatur wieder zu beginnen.

Auch die Wasseraufnahme durch die Wurzeln hängt von bestimmten Temperaturgrenzen ab; so fand ich, dass die Wurzeln von Tabak und Kürbis aus einem feuchten Boden von 3 bis 5⁰ C. nicht mehr so viel Wasser aufnahmen, um einen schwachen Verdunstungsverlust zu ersetzen; Erwärmung des Bodens auf 12 bis 18⁰ C. genügte, um ihre Thätigkeit hinreichend zu steigern; die Wurzeln

1) Vergl. A. De Candolle in Bibliotheque universelle de Genève 1865. T. XXIV, p. 243 ff.

von Brassica Napus und Brassica oleracea dagegen nehmen auch aus einem nahe zu 0° C. kalten Boden noch die zur Deckung eines mässigen Transpirationsverlustes nöthigen Wassermengen auf.

Eine zweite Folgerung aus den bisher gemachten Beobachtungen lässt sich dahin formuliren, dass die Functionen der Pflanze beschleunigt und in ihrer Intensität gefördert werden, wenn die Temperatur von der unteren Grenze anfangend, steigt; dass bei Erreichung eines bestimmten höheren Temperaturgrades ein Maximum der Leistung der Function eintritt und dass diese bei noch weiterer Steigerung der Temperatur wieder abnimmt, bis bei der oberen Temperaturgrenze der Stillstand eintritt; eine Proportionalität zwischen der Intensität der Function und der Temperatur besteht also nicht.

So erreicht nach meinen Beobachtungen z. B. die Wachsthumsgeschwindigkeit der Keimwurzeln von Zea Mais ihr Maximum bei 27,2° C., von Pisum sativum, Triticum und Hordeum vulgare bei 22,8 C.; eine Steigerung der Bodentemperatur bis zu den oben genannten Grenzen bewirkt Abnahme der Wachsthumsgeschwindigkeit.

Die Reizbarkeit der Mimosenblätter ist bei 16 bis 18° C. ziemlich träge, bei 30° C. scheint sie ein Maximum zu erreichen; die periodisch beweglichen Seitenblättchen von Hedysarum gyrans machen nach Kabsch eine Schwingung bei 35° C. in 85 bis 90 Secunden, bei 28 bis 30° in 180 bis 240 Secunden, bei niedrigeren Temperaturen werden die Schwingungen unvollständig und bei 23 bis 24° C. fast unmerklich.

Die Geschwindigkeit der Protoplasmabewegung in Nitella syncarpa erreicht nach Nägeli ihr Maximum bei 37° C., bei weiterer Erwärmung hört die Bewegung auf. In den Haaren von Cucurbita, Solanum Lycopersicum und Tradescantia, sowie im Parenchym von Vallisneria fand ich die Bewegung des Protoplasmas bei 11 bis 16° C. langsam, bei 30 bis 40° C. sehr lebhaft, bei 40 bis 50° C. wieder verlangsamt.

Werden die oben genannten Temperaturgrenzen, die untere durch weitere Erniedrigung, die obere durch weitere Steigerung der Temperatur überschritten, so können die Functionen je nach Umständen einfach zur Ruhe kommen, um bei Rückkehr günstiger Temperaturgrade wieder einzutreten, oder aber die Ueberschreitung der Temperaturgrenze ruft bleibende Veränderungen, Beschädigung und Tödtung der Zellen hervor.

Die durch zu starke Erwärmung oder durch Erfrieren getödteten Zellen zeigen im Allgemeinen dieselben Veränderungen, wie die durch Gift, Elektricität u. s. w. getödteten; das Protoplasma wird unbeweglich, die Turgescenz hört auf, weil die Resistenz der Zellhäute (sammt dem Protoplasmaschlauch) nachlässt und das Herausfiltriren des Saftes gestattet, die Gewebe werden schlaff, secundäre chemische Veränderungen der Säfte bewirken eine dunkle Färbung, wie an ausgepressten Säften, und die rasche Verdunstung bewirkt bald ein völliges Austrocknen der getödteten Gewebe.

Die Beschädigung in Folge zu hoher und zu niederer Temperatur kann unter Umständen eine mittelbare und langsam eintretende sein, nämlich dann, wenn unter den gegebenen Verhältnissen eine Function zu sehr gesteigert oder geschwächt, und so das harmonische Ineinandergreifen der verschiedenen Lebensvorgänge gestört wird; so kann durch zu hohe Vegetationstemperatur das Wachsthum so beschleunigt werden, dass die Assimilation (zumal bei mangelhafter Beleuchtung) nicht hinreicht, das nöthige Baumaterial zu liefern;

die Transpiration der Blätter kann dabei so gesteigert werden, dass die Thätigkeit der Wurzeln den Verlust nicht zu ersetzen vermag. Andererseits kann z. B. eine zu niedere Bodentemperatur die Thätigkeit der Wurzeln so herabdrücken, dass selbst kleine Transpirationsverluste der Blätter nicht mehr ersetzt werden.

Im Folgenden abstrahiren wir von derartigen Fällen und halten uns an die unmittelbar durch zu hohe Temperatur und durch Frost und Aufthauen bewirkten Beschädigungen der Zellen.

1) Die Tödtung der Zellen durch zu hohe Temperatur hängt wesentlich von dem Wassergehalt derselben ab. Während saftige Gewebe schon unterhalb oder bei 50° C. getödtet werden, können lufttrockene Samen von Pisum sativum selbst über 70° C. während einer Stunde aushalten, ohne ihre Keimkraft zu verlieren; von Weizen- und Maiskörnern, die auf 65° C. eine Stunde lang erwärmt wurden, keimten noch 98, resp. 25 Proc. — Mit Wasser vollgesogene Erbsen eine Stunde lang der Temperatur 54 bis 55° C. ausgesetzt, waren sämmtlich getödtet, Roggen, Gerste, Weizen, Mais schon bei 53 bis 54° C. — Die Ursache der Tödtung mag zum Theil in der Gerinnung der Eiweissstoffe liegen, welche das Protoplasma zusammensetzen, auch diese hängt vom Wassergehalt derselben und anderen Umständen insofern ab, als diese eine verschieden hohe Temperatur zur Gerinnung nöthig machen. Die Desorganisation der Zellhaut scheint erst bei höheren Temperaturen merklich zu werden, und die der Stärke, die erst bei 55 bis 60° C. erfolgt, kommt hier insofern nicht in Betracht, als auch stärkefreie Zellen durch Ueberschreitung der Temperatur von 50° C. getödtet werden.

2) Das Erfrieren oder die Tödtung der Zellen durch Erstarrung ihres Saftwassers zu Eis und durch nachheriges Aufthauen des letzteren hängt ebenfalls in erster Linie vom Wasserreichthum der Zellen ab. Lufttrockene Samen scheinen jeden Kältegrad ohne Beschädigung ihrer Keimkraft zu überdauern; die Winterknospen der Holzpflanzen, deren Zellen sehr reich an assimilirten Stoffen, aber wasserarm sind, überdauern die Winterkälte und oft wiederholtes rasches Aufthauen, während die jungen, in der Entfaltung begriffenen Blätter im Frühjahr einem leichten Nachtfrost erliegen. — Ein mindestens eben so wichtiges Moment aber liegt in der specifischen Organisation der Pflanze; manche Varietäten derselben Pflanzenart unterscheiden sich nur durch den Grad ihrer Resistenz gegen die Kälte und das Aufthauen. Manche Pflanzen, wie die Flechten, Laub- und Lebermoose, manche Pilze von lederartiger Consistenz, die Mistel u. a. scheinen überhaupt niemals zu erfrieren, während manche Phanerogamen aus südlicher Heimath schon durch rasche Temperaturschwankungen um den Eispunct getödtet werden.

Ob ein Pflanzengewebe durch die blosse Thatsache, dass sein Zellsaftwasser zu Eiskrystallen erstarrt, schon getödtet werden könne, ist ungewiss; sicher dagegen ist es, dass bei sehr vielen Pflanzen die Tödtung erst durch die Art des Aufthauens bewirkt wird; dasselbe Gewebe, welches nach dem Gefrieren des Saftwassers bei langsamem Aufthauen lebensfrisch bleibt, wird desorganisirt, wenn es, bei gleicher Kälte gefroren, rasch aufthaut; demnach erfolgt die Tödtung nicht beim Gefrieren, sondern erst beim Aufthauen.

Bei der Eisbildung in einem Pflanzengewebe kommen zweierlei Verhältnisse zuerst in Betracht: Das Wasser, welches gefrieren soll, ist einerseits in einem Lösungsgemenge, dem Zellsafte enthalten, andererseits wird es von den Adhäsionskräften in den Molecularporen der Zellhaut und der Protoplasmagebilde als Imbibitionswasser festgehalten. — Nun ist es eine in der Physik festgestellte Thatsache, dass eine gefrierende Lösung sich scheidet in reines Wasser, welches zu Eis erstarrt, und in eine concentrirtere Lösung, deren Gefrierpunct tiefer liegt (Rüdorff in Pogg. Ann. 1861, Bd. 114. p. 63 und 1862, Bd. 116. p. 55). Es wird also durch das Gefrieren eines Theils des Zellsaftwassers der noch nicht gefrorene Theil des Saftes concentrirter, es können dadurch möglicherweise chemische Veränderungen eingeleitet werden, da Rüdorff nachweist, dass in einer gefrierenden Lösung wirklich neue Verbindungen auftreten. In wie weit dieses Moment bei der Tödtung der Zellen durch Gefrieren und Aufthauen in Betracht kommt, lässt sich jetzt noch nicht entscheiden.

Etwas Aehnliches wie bei einer gefrierenden Lösung macht sich nun auch bei dem Gefrieren eines imbibirten, quellungsfähigen, organisirten Körpers geltend; auch hier gefriert bei einem bestimmten Kältegrade nur ein Theil des imbibirten Wassers, der andere bleibt als Imbibitionswasser zwischen den Molecülen des Körpers, der dem entsprechend sein Volumen vermindert, sich zusammenzieht, während der gefrierende Theil des Imbibitionswassers von den Molecülen des imbibirten Körpers sich trennt, die Wassermolecüle werden losgerissen, um sich zu Eiskrystallen zu gruppiren. — Bei dem gefrorenen Stärkekleister tritt diess auffallend hervor; vor dem Gefrieren eine homogene Masse, erscheint er nach dem Aufthauen als ein schwammiges, grobporöses Gebilde, aus dessen groben Hohlräumen das aufthauende Wasser klar abläuft; ähnlich verhält sich geronnenes Eiweiss bei dem Aufthauen; in diesen Fällen wird offenbar eine dauernde Veränderung durch das Gefrieren eines Theils des imbibirten Wassers hervorgerufen; die bei der Eisbildung im Kleister und im geronnenen Eiweiss zu einem wasserarmen Netzwerk sich gruppirenden Molecüle der Substanz ordnen sich bei dem Aufthauen nicht mehr mit den bei dem Gefrieren von ihnen abgetrennten Wassertheilen zu einem homogenen Ganzen zusammen; der aufgethaute Kleister ist eben kein Kleister mehr.

Auch bei dem Gefrieren lebender saftiger Gewebe trennt sich ein Theil des imbibirten Wassers ab und gefriert als reines Wasser zu Eis[1], ein Rest bleibt als Imbibitionswasser im Protoplasma und den Zellhäuten zurück, wenigstens so lange die Temperatur nicht sehr tief sinkt. Blätter und saftige Stengel bei 5 bis 10° C. gefroren, lassen leicht erkennen, dass nur ein Theil des Wassers in Form von Eiskrystallen vorhanden ist; ein anderer Theil desselben durchtränkt die noch geschmeidigen Zellhäute, die nicht starr sind. Findet das Gefrieren langsam statt, so tritt das gefrierende Wasser in Form von Eiskrusten, die aus dichtgedrängten kleinen Eiskrystallen bestehen, auf der Oberfläche der saftigen Gewebe hervor. Diese Krystalle stehen rechtwinkelig auf der Gewebeoberfläche und verlängern sich durch Zuwachs an ihrer Basis. Auf diese Weise kann ein sehr grosser Theil des Gewebewassers in Form von Eiskrusten hervortreten, während das an Wasser ärmer werdende Gewebe sich entsprechend zusammenzieht[1]) und seinen Turgor verliert. Ausserordentlich schön tritt diese Erscheinung an den mächtigen Blattstielen der Artischocken auf, wenn sie langsam gefrieren; das saftige Parenchym trennt sich dabei von der Epidermis ab, die jenes wie ein locker aufliegender Sack umgiebt; das Parenchym selbst zerreisst im Innern, so dass jeder Fibrovasalstrang von einer Parenchymhülle umschlossen bleibt; die Fig. 349 zeigt, wie die Eiskrusten aus den Parenchymmassen hervorgetreten sind. Ich habe von Blattstielstücken, die 396 Gramm wogen, 99 Gramm reines Eis gesammelt, welches nach dem Schmelzen zur Trockene abgedampft, nur geringe Spuren fester Substanz (etwa 1 pro Mille) hinterliess[2]). Aehnliche Verhältnisse habe ich vielfach bei anderen Pflanzen beobachtet; oft ist aber die Eisbildung nicht so regelmässig wie bei den Artischocken; man findet dann in den Lücken des innerlich zerrissenen Gewebes (z. B. in saftigen Stämmen von Brassica oleracea)



Fig. 349. Querschnitt eines langsam gefrorenen Blattstiels von Cynara Scolymus: *e* die abgelöste Epidermis; *g* das Parenchym, in welchem die weissgelassenen Querschnitte der Fibrovasalstränge liegen; es bildet eine zähe geschmeidige Masse und ist während des Gefrierens zerrissen, es hat sich eine peripherische Schicht abgesondert von mehreren inneren Partieen, welche die Stränge umhüllen. Jede freie Oberfläche der Parenchymtheile ist mit Eiskrusten *K K* überzogen, diese bestehen aus dicht gedrängten Prismen. Die Hohlräume des zerrissenen Gewebes sind in der Figur ganz schwarz gehalten.

1) Geschieht diess auf verschiedenen Seiten eines Blattes oder Astes in verschiedenem Grade, so treten selbstverständlich Krümmungen ein, die man auch wirklich häufig beobachtet. Die Frostspalten der Bäume beruhen wahrscheinlich auch nur auf derartigen Veränderungen.

2) Eine genauere Publication darüber behalte ich mir vor.

kleine unregelmässige Eisschollen; zuweilen tritt auch das Eis in Form von Kämmen, die Epidermis zerreissend, über die Oberfläche saftiger Stengel hervor (Caspary). Ich habe früher schon gezeigt, dass man auf durchschnittenen saftigen Pflanzentheilen, z. B. Runkelrüben, wenn man sie vor Verdunstung geschützt, langsam frieren lässt, continuirliche die Schnittfläche bedeckende Eiskrusten bekommt, die aus an der Basis wachsenden Eisprismen bestehen. — Die Entstehung und das Wachsthum dieser Eiskrystalle lässt sich so auffassen, dass zunächst bei Eintritt eines bestimmten Kältegrades im Gewebe eine äusserst feine Wasserschicht gefriert, welche die unverletzten Zellhäute äusserlich überzieht; es tritt dann sofort aus der Zellhaut eine neue sehr dünne Wasserschicht an die Oberfläche und gefriert ebenfalls, die schon vorhandene Eisschicht verdickend, und so geht es fort; die Zellhaut nimmt von innen her immerfort Zellsaftwasser in sich auf, durchtränkt sich damit und lässt die äusserste Molecularschicht ihres Imbibitionswassers gefrieren; die ersten dünnen Eisschichten auf der Aussenseite der unverletzten Zellen bilden polygonale, an einander grenzende Tafeln; jede Tafel wird durch Zuwachs an ihrer Unterseite zu einem Eisprisma; die dicht gedrängten Prismen bilden eine leicht zu zerbröckelnde Eiskruste. Bei diesem Vorgange wird der Zellsaft eine immer concentrirtere Lösung, die Zellhaut und das Protoplasma immer wasserärmer. — Es lässt sich nun auch einigermaassen verstehen, warum ein rasches Aufthauen die Zellen tödtet, langsames nicht; findet nämlich das Aufthauen langsam statt, so schmelzen die Eiskrystalle an ihrer Basis, wo sie die Zelle berühren, das flüssig werdende Wasser wird sofort in die Zelle eingesogen, die ursprünglichen Verhältnisse der Zellsaftlösung und der Imbibition der Zellhaut und des Protoplasma's können sich wieder herstellen, wenn sie nicht während des Gefrierens schon beschädigt worden sind. Thaut dagegen die Eiskruste oder Eisscholle sehr schnell auf, so läuft ein Theil des sich bildenden Wassers in die Zwischenräume des Gewebes bevor es aufgesogen werden kann; die ursprünglichen normalen Concentrationsverhältnisse und Imbibitionszustände können sich in den Zellen nicht wieder herstellen, was unter Umständen tödtlich wirken kann, je nach der chemischen Natur der im Zellsaft gelösten Stoffe und nach der Molecularstructur des Protoplasma's und der Zellhaut. Es erklärt sich aus der hier geltend gemachten Anschauung auch, warum der grössere Wassergehalt die Gefahr des Erfrierens steigert; denn je wasserärmer das Gewebe ist, desto concentrirter sind die Zellsäfte, ein desto grösserer Theil des Wassers ist dann auch von den Imbibitionskräften festgehalten, demnach kann dann nur ein kleiner Theil des Wassers Eiskrystalle bilden und bei dem Aufthauen derselben werden die genannten Störungen geringere Werthe haben.

Endlich ist es auch erklärlich, warum manche Pflanzen dann durch zu rasches Aufthauen getödtet werden, wenn sie bei sehr tiefen Kältegraden gefroren waren, während das Gefrieren bei geringer Kälte unschädlich ist; denn je tiefer die Temperatur sinkt, ein desto grösserer Theil des Zellsaft- und Imbibitionswassers wird in Eis verwandelt, die Störung der Saftconcentration und der Imbibitionszustände wird mit zunehmender Kälte immer grösser, die Wiederherstellung des normalen Zustandes bei dem Aufthauen also immer schwieriger. Dass die oben genannten Zerreissungen ganzer Gewebeschichten während des Gefrierens für das Fortleben des Organs nach dem Aufthauen eine sehr geringe Bedeutung haben, zeigt die Thatsache, dass selbst die Blattstiele der Artischocken, deren gefrorener Zustand durch Fig. 349 dargestellt ist, nach langsamem Aufthauen bis in den folgenden Sommer hinein unbeschädigt blieben. Diese inneren Zerreissungen haben mit dem Kältetod der Zellen ebensowenig zu thun, wie Frostspalten der Bäume, die bei stark sinkender Temperatur durch peripherische Zusammenziehung der Rinde und äusseren Holzschichten entstehen und sich bei steigender Temperatur wieder schliessen.

§ 9. Wirkungen des Lichts auf die Vegetation[1]. Die Gesammtheit des Pflanzenlebens hängt von der Einwirkung des Lichts auf die chlorophyll-

1) Vergl. Sachs: Handb. der Experimental-Physiologie und Bot. Zeitung 1863 (Beilage), 1864 und 1865. — A. Famintzin in Mém. de l'acad. imp. des sc. de St. Petersbourg VIII, Nr. 15

haltigen Zellen ab, insofern dadurch die Neubildung organischer Verbindungen aus den Elementen der Kohlensäure und des Wassers bedingt wird. — Die dabei abgeschiedene Sauerstoffmenge ist nahezu gleich derjenigen, welche zur Verbrennung der Pflanzensubstanz nöthig ist und der Arbeitswerth der bei dieser Verbrennung entstehenden Wärme giebt ein Maass für die Grösse der Arbeit, welche das Licht in den chlorophyllhaltigen Pflanzenzellen leistet.

Ist durch den Assimilationsprocess unter Einwirkung des Lichts ein gewisses Quantum assimilirter Substanz entstanden, so kann nun eine lange Reihe von Vegetationsvorgängen auf Kosten derselben ohne directe Mitwirkung des Lichts stattfinden; das Wachsthum neuer Organe und der damit verbundene durch die Athmung unterhaltene Stoffwechsel in den nicht chlorophyllhaltigen Theilen ist ganz oder bis zu einem gewissen Grade unabhängig vom Licht und kann sich in tiefer Finsterniss vollziehen, wie die Keimung der Samen, Knollen, Zwiebeln zeigt; auch belaubte Pflanzen, welche am Licht ein hinreichendes Quantum von Reservestoffen aufgespeichert haben, bilden, dann in's Finstere gebracht, Sprosse, selbst Blüthen und Früchte. Wie die unterirdischen oder sonstwie dem Licht entzogenen Theile chlorophyllhaltiger und lichtbedürftiger Pflanzen sich von den am Licht erzeugten Assimilationsproducten ernähren, so leben auch, wie schon früher hervorgehoben wurde, die chlorophyllfreien Schmarotzer und Humusbewohner von der im Licht verrichteten Arbeit chlorophyllhaltiger Zellen anderer Pflanzen und sind insofern mittelbar vom Licht abhängig, wenn sie auch zuweilen ihre ganze Entwickelung in unterirdischer Finsterniss vollenden, wie die Tuberaceen, oder doch erst am Ende der Entwickelung hervortreten, um die schon unterirdisch angelegten Blüthen in freier Luft zu entfalten und die Samen auszustreuen, wie die Neottia nidus avis, Limodorum abortivum, Epipogum, Corallorrhiza innata, Monotropa, Lathraea, Orobanche u. a. Auch viele chlorophyllhaltige, von unorganischer Nahrung lebende Pflanzen vollbringen ihre Gestaltungsvorgänge und die dabei nöthigen chemischen Processe in tiefster unterirdischer Finsterniss, während sie nur zu bestimmten Zeiten ihre grünen Blätter an das Licht hervorstrecken, um zu assimiliren und einen neuen Vorrath bildungsfähiger Substanz unterirdisch anzuhäufen; so die Herbstzeitlose, Tulpe, Kaiserkrone, unsere einheimischen Orchideen und viele andere, zumal zwiebel- und knollenbildenden Pflanzen. — Führt man das fortwachsende Ende des Stammes oder eines Zweiges einer grünbelaubten Pflanze (Cucurbita, Tropaeolum, Ipomaea u. a.) in einen undurchsichtigen Recipienten ein, während die grünen Blätter dem Licht ausgesetzt bleiben, so entwickeln sich in dem finsteren Raume die Knospen weiter, neue Blätter und Blüthen werden angelegt und die im Finstern entwickelten Blüthen erreichen die volle Grösse und Farbenpracht, sie sind fruchtbar und erzeugen Früchte und selbst keimfähige Samen auf Kosten der in den grünen Blättern am Licht assimilirten, ihnen durch den Stamm zugeführten Substanz.

Diese und zahlreiche andere Thatsachen zeigen, dass das Wachsthum, d. h. die Gestaltungsvorgänge und der damit verbundene Stoffwechsel vieler Organe von dem unmittelbaren Einfluss des Lichts nicht oder nur in ganz untergeordneter Weise unmittelbar abhängig sind, wenn nur vorher das dazu nöthige Quantum

(1865); Mélanges biologiques tirés du bulletin de l'acad. imp. des sc. de St. Petersbourg, T. V, 1865, T. VI, 1866 und 1867; einige andere neuere Arbeiten siehe weiter unten.

organischer und organisirbarer Substanz unter dem Einflusse des Lichts erzeugt wurde.

Die erste Anlage der Organe, besonders insoweit sie mit Zelltheilungen verbunden ist, scheint sogar durch Abwesenheit des Lichts oder doch durch Beschattung begünstigt zu werden; an im Finstern fortwachsenden Stämmen von Cactus, Tropaeolum u. a. entstehen zahlreiche Wurzeln, wo sie im Licht sich niemals bilden. Bei den einfachen, kleineren Algen findet eine zeitliche Vertheilung der Assimilation und der Gestaltungsvorgänge statt; am Tage allseitig durchleuchtet, assimiliren sie, Nachts treten die Zelltheilungen ein, die Schwärmsporen werden gebildet, um erst mit Eintritt des Lichts auszuschwärmen (Spirogyra, Vaucheria, Hydrodictyon, Ulothrix u. a.). Auch bei manchen Pilzen, wie Pilobolus crystallinus findet die Sonderung des Protoplasma's des Sporangiums in zahlreiche Sporen nur während der Dunkelheit der Nacht statt. Bei den höher organisirten Pflanzen ist diese Vertheilung der Assimilation und der Gestaltungsvorgänge vorwiegend eine räumliche; während sich die fertigen Laubblätter und grünen Internodien am Licht mit der Assimilation beschäftigen, entstehen die neuen Organe in den Knospen unter der verdunkelnden Umhüllung der äusseren Knospentheile, oder sie bilden sich unterirdisch, oder wie das Gewebe im Dickenwachsthum befindlicher Holzstämme unter dem Schutze der undurchsichtigen Borke; Verhältnisse, die gewiss nicht so allgemein sich geltend machten, wenn in ihnen nicht eine Begünstigung des Pflanzenlebens, zumal eine Begünstigung der Zelltheilungen durch Dunkelheit läge.

Während nun die erste, mit Zelltheilungen und freier Zellbildung (im Embryosack u. s. w.) verbundene Anlage neuer Organe sehr allgemein des Lichtes, wenigstens intensiveren Lichtes nicht bedarf und das fernere Wachsthum sehr vieler chlorophyllfreier Organe im Finstern auch normal vollendet wird (Wurzeln, Knollen, selbst Blüthen u. s. w.), sind dagegen die chlorophyllbildenden Internodien und Blätter von dem directen Einflusse des Lichts insofern abhängig, als ihre Grössenzunahme und definitive Gestalt von dem unmittelbaren Einflusse des Lichts bestimmt wird; im Finstern, überhaupt bei mangelhafter Beleuchtung zeigen sie abnormes Wachsthum und sie werden dann als étiolirte Pflanzentheile bezeichnet. Internodien von mittlerem Längenwuchs im Licht, verlängern sich im étiolirten Zustande in abnormer Weise, oft um das 10—20fache; sind die Internodien im normalen Zustande sehr kurz, oder wie die der Schlingpflanzen ohnehin schon sehr lang, so findet im Finstern keine erhebliche Abnormität des Längenwachsthums statt; ähnlich verhält es sich mit den im normalen Zustand kleinen Schuppenblättern einerseits, den langen und schmalen Laubblättern vieler Dicotylen (Gräser, Allium Cepa) andererseits; die im normalen Wuchs breiten und verzweigten Laubblätter der Dicotylen und Farne dagegen, bleiben im Finstern oft ausserordentlich klein; die Lamina der Blätter von Tropaeolum erreicht kaum $^1/_{20}$—$^1/_{30}$ ihrer normalen Fläche, die der Farne bleibt in ihrer Knospenlage und erreicht oft kaum $^1/_{100}$ selbst $^1/_{1000}$ ihrer Flächenentwickelung am Lichte.

Die grössere Längenentwickelung vieler Internodien im Finstern beruht wahrscheinlich darauf, dass die Epidermis sich weniger cuticularisirt, die Holzbündel weniger verholzen; beide bleiben dehnsamer und hindern das wachsende Parenchym weniger sich zu verlängern als im Licht; dementsprechend ist auch die Gewebespannung in étiolirten Internodien geringer. — Das Flächenwachs-

thum wird bei Laubblättern im Finstern besonders dann beeinträchtigt, wenn sie unter normalen Verhältnissen schon frühzeitig aus der Knospe hervortreten und gestielt sind. Wahrscheinlich sind solche Blätter darauf angewiesen, bei normalem Wachsthum schon frühzeitig zu assimiliren und das Bildungsmaterial zur Vergrösserung ihrer Zellen am Licht selbst zu erzeugen, was natürlich im Finstern unterbleibt, eine Annahme, die nach mündlich mitgetheilten Untersuchungen von Dr. Kraus sich bestätigt. Weniger begreiflich scheint es, warum die Sporen der Farne [1]) im Finstern nicht keimen, da sie (neben Protoplasma) reichlich mit fettem Oel versehen sind; ähnlich ist es bei den Brutknospen der Marchantien und wahrscheinlich auch den Sporen der Moose.

Die Bewegungen des Protoplasma's, auf denen die Zellbildung beruht, werden also, wie das oben Gesagte zeigt, nicht unmittelbar durch das Licht veranlasst [2]), viel eher scheint dieses störend auf diese Thätigkeit des Protoplasma's einzuwirken. Die strömende Bewegung des Letzteren in älteren Zellen findet im Licht wie in tiefer, dauernder Finsterniss statt. Das Plasmodium von Aethalium septicum zeigt aber, dass das Licht die Bewegungs**richtung** des strömenden (kriechenden) Protoplasma's bestimmt; ist das Plasmodium noch sehr beweglich und von der Sporenbildung entfernt, so tritt es im Finstern auf die Oberfläche der Lohe hervor; im Licht (an einem nicht sonnigen Fenster) kriecht es wieder in die dunklen Räume der Lohe zurück, ein Vorgang, den man an einem Tage mehrmals veranlassen kann; erst wenn sich das Plasmodium in dicken, consistenten Massen sammelt (bei der Vorbereitung zur Sporenbildung) kommt es auch bei stärkerem Licht über die Oberfläche des Substrats hervor; die Sporen bilden sich dann unter der verdunkelnden dicken Hüllschicht.

Zu den Protoplasmabewegungen ist auch das Schwärmen der Zoosporen zu rechnen, die sich nur so lange bewegen, als sie noch nackte Protoplasmakörper sind; ihre Bewegungsorgane, die schwingenden Cilien, sind, wie es scheint, selbst nur dünne Protoplasmafäden, durch deren Bewegung die Schwärmspore zugleich in Rotation um ihre eigene Axe und zu einer fortschreitenden Bewegung veranlasst wird. Die Rotationsaxe ist die spätere Wachsthumsaxe der Zoospore; ihr bei der fortschreitenden Bewegung vorderes Ende (meist schmäler, hyalin und mit den Cilien besetzt) wird zur Basis der Wachsthumsaxe, wenn die Spore zur Ruhe kommt. Zum Licht stehen diese Bewegungen der chlorophyllhaltigen Zoosporen ihrer Richtung nach in bestimmter Beziehung; nach Cohn richtet sich das vordere Ende dem Lichte zu; die Rotation ist nach diesem Beobachter »gleichläufig der Rotation der Erde, wenn der Nordpol als oben (soll wohl heissen: vorn) betrachtet wird«. Bei Euglena und Chlamydomonas [3]), die sich wie Schwärmsporen verhalten, hängt übrigens die Richtung, in welcher sie vorwärts schwimmen, von der absoluten, nicht blos von der relativen Lichtintensität und manchen Nebenumständen ab, wie Famintzin gezeigt hat, und nach Cienkowsky schwim-

1) S. Borodin: Mélanges biologiques tirés du bulletin de l'acad. imp. de St. Petersbourg T. VI, 1867.

2) Zuweilen scheint das einseitig stärkere Licht bestimmend auf die Theilungs**richtungen** zu wirken, wie aus der Stellung der zygomorphen Mooskapseln zum Licht hervorgeht. (Vergl. Bot. Zeitung 1863, Beilage von Sachs, p. 7).

3) Famintzin: Mélanges biologiques tirés du bulletin de l'acad. imp. de St. Petersbourg, T. VI, 1866.

men die jungen Volvox globator dem dunkeln, wenn sie aber in den unbeweglichen Zustand übergehen, dem lichten Theil des Gefässes zu.

Bei der Chlorophyllbildung differenzirt sich das Protoplasma in einen farblosen, zusammenhängenden Theil, der den Wandbeleg der Zelle bildet und oft Rotation oder Circulationsbewegung besitzt, und in sich grün färbende Portionen, die Chlorophyllkörper, die jenem farblosen Theil eingelagert bleiben (p. 47). Dieser Vorgang ist, soweit es sich um die Gestaltung der sich differenzirenden Massen handelt, vom Licht unabhängig, wenigstens bei den Phanerogamen, wo in den Zellen der Laubblätter auch im Finstern die Chlorophyllkörner entstehen. Der chemische Process dagegen, durch welchen der grüne Farbstoff zu Stande kommt, steht in einer verwickelten Beziehung zum Licht. In den Cotyledonen der Coniferen und in den Laubblättern der Farne bildet sich nämlich auch der grüne Farbstoff (vorausgesetzt, dass die Temperatur hinreichend hoch ist) vollständig im Finstern wie unter Lichteinfluss aus; bei den Mono- und Dicotylen dagegen bleiben die im Finstern entstehenden Chlorophyllkörner gelb gefärbt, sie ergrünen aber, sobald sie einem auch nur wenig intensiven Licht ausgesetzt werden [1]), wenn die Temperatur hoch genug ist, und je mehr sich die Temperatur einem bestimmten Maximum (25—30° C.) nähert, desto rascher ergrünt das Chlorophyll der Angiospermen am Licht. Man kann also sagen: vorausgesetzt, dass die Temperatur günstig ist, bedarf das Chlorophyll der Coniferenkeime und Farnblätter zum Ergrünen des Lichtes nicht, das der Angiospermen bedarf des Lichtes; bei zu niederer Temperatur unterbleibt das Ergrünen in beiden Fällen.

Die im Finstern entstandenen gelben Chlorophyllkörner der Angiospermen sind klein, nach ihrem Ergrünen am Licht vergrössern sie sich bedeutend, der Umfangszunahme ihrer Mutterzellen entsprechend; erst nach dem Ergrünen und bei fortgesetzter Lichtwirkung, also wenn die Bedingungen der Assimilation hergestellt sind, beginnt in den Chlorophyllkörpern die Bildung der Amylumeinschlüsse. Werden die Zellen, deren Chlorophyll am Licht Stärke erzeugt hat, wieder dem Licht entzogen, so löst sich zunächst wieder die Stärke auf, sie verschwindet aus den Chlorophyllkörpern endlich vollständig und um so rascher, je höher (bis zu einem gewissen Maximum) die Temperatur ist; wird das Licht darauf wieder zugelassen, so entsteht von Neuem Stärke in denselben Chlorophyllkörpern, wo sie zuerst entstanden und dann verschwunden war: die Stärkebildung im Chlorophyll ist also eine Function des beleuchteten, die Auflösung der Stärke eine Function des nicht beleuchteten Chlorophylls. Diese Vorgänge, die ich zuerst an Phanerogamenblättern dargethan habe, lassen sich viel leichter an Spirogyren wiederholen, wo nach Famintzin die Stärkebildung schon nach halbstündiger Beleuchtung durch Kerasin-Lampen bemerklich wird; bei den Un-

1) Es ist bei Untersuchungen dieses Verhaltens zu beachten, dass die Bildung des grünen Farbstoffs in allen Fällen auch von einer bestimmten Temperatur über 0° abhängt; die Laubblätter bleiben daher trotz der Lichtwirkung gelb, wenn sie sich bei einer zu niederen Temperatur entwickeln; die Chlorophyllkörner der Cotyledonen von Pinus Pinea ergrünen in tiefster Finsterniss bei 15—20° C., sie bleiben gelb bei 7° C.; im Finstern erwachsene gelbe Blätter von Zea Mais und Phaseolus multiflorus blieben 15 Tage lang dem Licht ausgesetzt gelb, als die Temperatur nicht über 6° C. betrug, sie wurden bei 25—30° C. in wenigen Stunden grün, wenn Licht mitwirkte, blieben aber auch bei dieser Temperatur gelb, wenn kein Licht zugelassen wurde.

tersuchungen von Dr. Kraus in meinem Laboratorium wurde schon nach 10 Minuten langer Insolation Stärke im Chlorophyll der vorher durch Verdunkelung stärkefrei gemachten Spirogyren beobachtet.

Bei länger fortgesetzter Verdunkelung wird gewöhnlich auch das Chlorophyll selbst zerstört, zunächst deformirt, dann aufgelöst, endlich verschwindet es sammt dem farblosen Protoplasma aus den Zellen; so bei den Blättern rasch wachsender Mono- und Dicotylen, nach einigen Tagen bei höherer Sommertemperatur; langsam wachsende Cactusstämme und die Blätter der Selaginellen dagegen bleiben im Finstern Wochen, selbst Monate lang grün.

Die scheinbar homogene grüne Färbung chlorophyllhaltiger Organe wird merklich heller (minder gesättigt), wenn diese intensivem Sonnenlicht ausgesetzt sind, was oft schon nach einigen Minuten zu beobachten ist, besonders wenn man Pflanzen zur Beobachtung wählt, die nur im Schatten wachsen, oder wenn man an volles Tageslicht gewöhnte Pflanzen vorher längere Zeit im Schatten verweilen liess. Wird dann ein Blatt z. B. zur Hälfte beschattet, die andere Hälfte dem directen Sonnenlicht ausgesetzt, so erscheint nach einigen Minuten jene dunkler grün; wird dann auch die im Licht heller gewordene Stelle beschattet, so wird sie in wenigen Minuten wieder dunkler und der schon vorher beschatteten gleich. — Diese Erscheinung mag vielleicht wenigstens zum Theil auf einer entsprechenden Einwirkung des Lichts auf den grünen Farbstoff selbst beruhen, gewiss ist aber, dass die wechselnde Beleuchtung Lagen- und Formveränderungen der Chlorophyllkörner hervorruft, welche unter Umständen eine hellere oder dunklere Gesammtfärbung des Gewebes veranlassen müssen (für die wandständigen Chlorophyllkörner der dünnen Laubblätter, an denen die beschriebene Erscheinung zuerst beobachtet wurde, fehlt es in dieser Beziehung noch an genaueren Beobachtungen; bei den Crassulaceen aber, wo die Chlorophyllkörner in einem reichlichen und beweglichen Protoplasma liegen, sammeln sie sich nach Böhm bei starker Beleuchtung gruppenweise im Zellraum; für die Chlorophyllkörner in den Blättern von Ceratodon purpureus (eines Laubmooses) zeigte Micheli [1]) dass sie durch starkes Sonnenlicht sich (in der Flächenansicht des Blattes) contrahiren, mit ihren Rändern sich von einander entfernen, im Schatten aber wieder breiter werden und sich gegenseitig nähern. — Die Abhängigkeit der Lagerung der Chlorophyllkörner in der Zelle vom Licht ist nach Famintzin und Borodin eine unter den höheren Kryptogamen weit verbreitete Erscheinung [2]); in den Prothallien der Farne, den Brutknospen der Marchantien, den Blättern der Moose ordnen sie sich im Finstern so, dass sie nur die Scheidewände der Zellen bedecken, die äusseren Grenzwände aber freilassen; bei hinreichender Beleuchtung verlassen sie diese Lagerung wieder in kurzer Zeit und zerstreuen sich auf den äusseren Wandflächen der Zellen; ähnlich wie die aus nur einer Zellenschicht bestehenden Gebilde verhält sich die oberflächliche Zellschicht mehrschichtiger Gebilde. Da nun die Chlorophyllkörner in dem farblosen Protoplasma eingebettet sind (vergl. p. 47), so wird wohl, was die genannten Forscher nicht berühren, diese Wanderung der Chlorophyllkörner auf einer vom Lichtwechsel veranlassten Bewegung des letzteren beruhen, durch welche die grünen Körner passiv mit fortgeführt werden.)

1) Micheli: Quelques observ. sur la Matière color. de la chloroph. Archives des sc. de la biblioth. universelle de Genève Mai 1867.

2) Borodin l. c.

Der Einfluss des Lichts auf die Gewebespannung wurde schon § 2 (III. Buch) zum Theil beschrieben; die heliotropischen Organe krümmen sich in der Ebene des stärksten einfallenden Lichts, diesem sich zu- oder seltener sich abwendend, wonach sie als positiv- und negativ heliotropisch unterschieden werden; die periodisch beweglichen Blätter haben ausserdem die Eigenschaft, durch steigende Helligkeit die gewöhnliche Tagstellung, durch sinkende Helligkeit die Nachtstellung anzunehmen, eine Erscheinung, die von der periodischen Bewegung derselben Blätter eben dadurch verschieden ist, dass sie durch den Wechsel der Helligkeit veranlasst wird, während die eigentlich periodische Bewegung gerade bei constanter Finsterniss und constanter Beleuchtung ungehindert sich geltend macht. Jene durch die wechselnde Helligkeit hervorgerufenen Krümmungen der Bewegungsorgane der Blätter habe ich als paratonische von den periodischen unterschieden; bei den meisten periodisch beweglichen Blättern ist der paratonische Einfluss des Lichts so stark, dass er die periodische Bewegung hindert, bei den Seitenblättchen von Hedysarum gyrans dagegen sind die Ursachen der periodischen Schwingungen so kräftig, dass sie die paratonische Reizung überwinden, diese Blättchen machen daher auch trotz der wechselnden Beleuchtung ihre raschen Bewegungen auf- und abwärts. — Die paratonischen Lichtreizkrümmungen der Bewegungsorgane und die durch Erschütterung bewirkten Krümmungen der reizbaren Organe der Mimosen unterscheiden sich von den heliotropischen Krümmungen dadurch, dass sie in einer durch die Organisation bestimmten Ebene stattfinden, und ferner dadurch, dass sie nur dann eintreten, wenn die Pflanze (oder das Organ) in einem bestimmten, durch das Licht inducirten Zustand, dem Phototonus, sich befindet. Die heliotropische Krümmung erfolgt, mag das Organ im Licht oder im Finstern verweilt haben, im letzteren Falle häufig sogar am kräftigsten; sie hängt allein von dem unmittelbaren Lichteinfluss ab; die periodische, paratonische und die gewöhnlich sogenannte Reizbewegung dagegen wird zunächst dadurch bedingt, dass die Pflanze vorher schon längere Zeit dem Einflusse eines hinreichend intensiven Lichts unterworfen war, dass sich die Pflanze in einem bestimmten Zustande, dem Phototonus befindet, der nur durch länger dauernde Beleuchtung erzeugt wird, dann aber auch längere Zeit im Finstern fortdauert; eine durch vorausgehende intensive Beleuchtung phototonische Mimose z. B. ist im Finstern ein bis zwei Tage lang reizbar für Stoss, periodisch beweglich und für paratonische Lichteinflüsse (Helligkeitswechsel) empfänglich, aber ein längeres Verweilen im Finstern oder auch nur in tiefem Schatten macht die Bewegungsorgane starr und unempfindlich; es bedarf einer mehrere Stunden anhaltenden Beleuchtung, um die Beweglichkeit der Blätter wieder herbeizuführen.

Die Nutationsbewegungen wachsender Stengel und Ranken können durch den Lichteinfluss theilweise behindert oder verändert werden, wenn das betreffende Organ zugleich heliotropisch ist; die wirklich stattfindende Bewegung ist dann die Resultante aus zwei Componenten, der Nutation und dem Heliotropismus. Die Nutation tritt daher bei dem Wachsthum im Finstern regelmässiger und ungehinderter ein, als im Tageslicht, dessen Intensität gewöhnlich ungleichseitig vertheilt ist; die rasch emporwachsenden Stengel zeigen im Finstern meist stärkere Krümmungen bald nach der einen, bald nach der anderen Seite hin; die Ranken rollen sich anfangs gerade auf und dann rückwärts ein.

Die Reizbarkeit der Ranken und schlingenden Stengel für Berührung, in

deren Folge sie sich um dünne Stützen winden, war bei den von mir untersuchten Pflanzen, Ipomaea purpurea, Phaseolus multiflorus, Cucurbita, Bryonia dioica auch dann vorhanden, wenn diese Organe sich im Finstern entwickelt hatten, und H. v. Mohl hatte diess schon früher gezeigt. Nach Duchartre [1]) schlingt dagegen der Stamm von Dioscorea Batatas und Mandevilla suaveolens im Finstern nicht; ich kenne die Verhältnisse bei diesen Pflanzen nicht, finde mich aber durch die Angaben Duchartre's nicht ganz orientirt, da sie über einige den Versuch beeinflussende Umstände keine Auskunft geben.

So wie die von der Wärme abhängigen Functionen der Pflanze in bestimmte Temperaturgrenzen eingeschlossen sind und innerhalb dieser Grenzwerthe eine Steigerung der Leistungen mit steigender Temperatur nur bis zu einem gewissen Maximum der letzteren stattfindet und bei noch weiterer Steigerung die Leistung der Function wieder abnimmt oder abnorm wird, so beginnen auch die vom Licht abhängigen Functionen erst dann, wenn die Lichtintensität und Helligkeit einen gewissen niederen Grad übersteigt, mit steigender Lichtintensität steigert sich dann auch die Function bis zu einem gewissen Maximum, wird dieses überschritten, so wird die Function oft beeinträchtigt oder doch auffallend verändert. Leider lassen sich diese Verhältnisse nicht so kurz und klar bezeichnen, wie in Betreff der Temperatur, da man keine Scala von Graden für die Lichtintensitäten besitzt, die sich ohne Weiteres auf die Beobachtungen an Pflanzen anwenden liesse (vergl. mein Handbuch der Experimental-Physiologie p. 4), es wurde desshalb im Obigen immer nur von Licht und Finsterniss gesprochen, in demselben Sinne etwa, wie man statt von verschiedenen Wärmegraden einfach von Wärme und Kälte spricht; was man gewöhnlich Finsterniss nennt, ist aber ein sehr geringer Grad von Helligkeit, und der Ausdruck: eine Function finde auch im Finstern statt, bedeutet zunächst nur, es genüge ein sehr geringer Helligkeitsgrad, der von dem menschlichen Auge kaum mehr als Licht empfunden wird; über den Einfluss absoluter Finsterniss, insofern sich mit diesem Wort ein bestimmter Sinn verbinden lässt, weiss man ebensowenig, wie über die Wirkung absoluter Kälte auf die Vegetation. — Begnügen wir uns nun in Ermangelung einer brauchbaren Helligkeitsscala mit allgemeineren, unbestimmteren Bezeichnungen, so können folgende Thatsachen beispielsweise zur Erläuterung des oben Gesagten angeführt werden:

Das Ergrünen des Chlorophylls der Mono- und Dicotylen findet nicht statt in der Finsterniss, wie man sie in wohl verschlossenen dickwandigen Holz- oder Metallbehältern, oder in einem fensterlosen Keller wahrnimmt; das Ergrünen beginnt aber bei einer Dunkelheit, die das Lesen eines Buches kaum noch gestattet; steigert sich die Beleuchtung bis zur gewöhnlichen Tageshelle eines sonnigen Sommertags, so nimmt die Geschwindigkeit des Ergrünens zu; im directen Sonnenlicht aber ist sie geringer, wie etiolirte Keimpflanzen von Lepidium sativum und Zea Mais zeigen. (Famintzin l. c.).

Die zur Chlorophyllbildung genügende geringste Lichtintensität reicht nicht zur Assimilation und Stärkebildung im Chlorophyll hin; Pflanzen (Dahlia, Faba, Phaseolus, Cucurbita u. a.), welche in dem diffusen Licht an der Hinterwand eines Zimmers im Sommer rasch ergrünen, bilden keine Stärke im Chlorophyll, sie thun

1) Duchartre: Comptes rendus 1865. T. LXI, p. 1142.

es aber am Fenster, wo sie im besten Fall nur die Hälfte des reflectirten Tages- und directen Sonnenlichts geniessen; dem entsprechend ist aber auch die Assimilation dieser Pflanzen an einem Fenster viel weniger ausgiebig als im vollen Tageslicht im Freien. Eine etwas deutlichere Vorstellung giebt folgendes Versuchsresultat: je vier Pflanzen von Tropaeolum majus aus Samen erwachsen und dann bei 110° C. getrocknet, ergeben im Finstern und im Schatten des Zimmers nach vollendeter Keimung ein geringeres Trockengewicht als die Samen, sie hatten nicht assimilirt und gingen nach Aufzehrung der Reservestoffe zu Grunde, obgleich die im Zimmerschatten grüne Blätter hatten. Vier andere gleichzeitig gekeimte Pflanzen wuchsen drei Monate lang fort, während sie täglich nur sieben Stunden lang das diffuse Himmelslicht an einem Westfenster Vormittags bekamen, sie erzeugten beinahe 5 Gramm Trockensubstanz; vier andere Pflanzen, welche täglich von ein Uhr nach Mittag ab bis über Nacht am Westfenster standen und dort meist von Sonnenschein getroffen wurden, assimilirten ebenfalls nur 5 Gramm Trockensubstanz, während in derselben Zeit vier andere Pflanzen, welche Tag und Nacht am Westfenster standen, beinahe 20 Gramm Trockensubstanz erzeugten.

Dass im diffusen Tageslicht eines Zimmers am Fenster Sauerstoff aus chlorophyllhaltigen Zellen abgeschieden wird, folgt ohne Weiteres aus der Gewichtszunahme der obigen Pflanzen, aber auch dass diess nur mit geringer Ausgiebigkeit geschieht (ein Theil der assimilirten Substanz ging aber durch das tägliche siebzehnstündige Verweilen im Finstern durch Athmung verloren, die 5 Gramm sind nur der Rest). Dasselbe zeigt die Beobachtung, dass Vallisneria spiralis, von einem ziemlich kleinen Theile des nördlichen Himmels an hellen Tagen beleuchtet, Gasblasen abscheidet; die Sauerstoffentwickelung wird aber im directen Sonnenlicht viel energischer. Bei den meisten im vollen Tageslichte wachsenden Pflanzen, zumal unseren Culturpflanzen, wird die Gewichtszunahme durch Assimilation sehr verringert, wenn sie an einem Fenster erzogen werden, im Innern eines Zimmers pflegen sie endlich bei mangelhafter Assimilation sich durch ihr eigenes Wachsthum zu erschöpfen, jene reicht nicht hin, die beim Wachsthum verbrauchten Stoffe zu ersetzen, die Pflanzen verkümmern endlich. Dagegen gehen viele an tiefen Schatten gewöhnte Moose und Waldpflanzen verschiedener Art (Oxalis acetosella) zu Grunde, wenn sie dem vollen Tageslichte ausgesetzt bleiben; bei ihnen scheint also die Sauerstoffabscheidung und Assimilation auch durch zerstreutes Licht genügend angeregt zu werden; dafür zeichnen sich aber derartige Schattenpflanzen durch geringe und langsame Massenproduction gegenüber den im vollen Tageslicht wachsenden aus.

Stengelglieder, welche in tiefer Finsterniss abnorme Längen erreichen, bleiben im Schatten eines Zimmers schon merklich kürzer, noch geringer ist ihre Verlängerung an einem Fenster, am geringsten bei vollem Licht im Freien. Umgekehrt ist es bei den Laubblättern der Dicotylen und Farne; im Finstern winzig klein, werden sie im tiefen Schatten schon bedeutend grösser, noch mehr an einem hellen Fenster; hier scheinen sie bei manchen Pflanzen sogar ein Maximum ihres Flächenwachsthums zu erreichen, während sie im Freien kleiner bleiben (Phaseolus, Begonia).

In Bezug auf die Einwirkung verschiedener Helligkeitsgrade auf die Bewegungen der Pflanzen sind Famintzin's Angaben (l. c.) über Oscillatoria insignis

und die den Schwärmsporen ähnlichen Chlamydomonas und Euglena von besonderem Interesse; diese Organismen bewegen sich nach dem Orte einer gewissen mittleren Helligkeit hin, indem sie sowohl tiefen Schatten, als intensives Sonnenlicht fliehen.

Das Tageslicht besteht bekanntlich aus einem Gemenge sehr verschiedener Lichtarten, die sich durch ihre Brechbarkeit und (für das Auge) durch ihre Farbe unterscheiden. Die Wirkungen dieser verschiedenen einzelnen Bestandtheile des Tageslichts auf die Vegetationsvorgänge ist nun sehr verschieden. Nach den bis jetzt vorliegenden Untersuchungen in dieser Richtung scheint es, dass die chemischen Vorgänge in der Pflanze vorwiegend oder ausschliesslich durch die hellleuchtenden und minder brechbaren Strahlen (Roth, Orange, Gelb, Grün), die Bewegungserscheinungen im Allgemeinen dagegen durch die stark brechbaren, minder leuchtenden Strahlen (Blau, Violett, Ultraviolett) beeinflusst werden [1].

Der wichtigste chemische Vorgang in der Pflanze, die Sauerstoffabscheidung in chlorophyllhaltigen Zellen findet in einem Gemenge von rothen, orangen, gelben, grünen Lichtstrahlen, welches auf photographisches Papier nur wenig und sehr langsam einwirkt, fast eben so energisch statt, wie im weissen Tageslicht; die blauen, violetten und ultravioletten Strahlen desselben (welche photographisches Papier sofort tief bräunen) haben für die Sauerstoffabscheidung keine, oder nur sehr geringe Wirkung, wie ich Bot. Zeitung 1864, Nr. 47 ff. ausführlich bewiesen habe; dasselbe Abhängigkeitsverhältniss hat Famintzin für die Stärkebildung im Chlorophyll der Spirogyren nachgewiesen; die schon im Chlorophyll gebildete Stärke verschwindet in gemengtem blauen Licht, wie im Finstern. — Das Ergrünen des Chlorophylls der Mono- und Dicotylen kann zwar durch alle Theile des Spectrums bewirkt werden, wie aber Gardner und Guillemain zuerst zeigten, ist die Wirkung der gelben Strahlen die bei Weitem kräftigste, minder wirksam sind schon die rothen und grünen, sehr langsam wirken die blauen, violetten und ultravioletten. Eine ähnliche Abhängigkeit zeigt die Z e r s t ö r u n g des grünen Farbestoffs in alkoholischer oder ätherischer Lösung; das seiner sogenannten chemischen Strahlen beraubte Licht wirkt sehr rasch, das blaue, violette und ultraviolette langsam.

Die Einwirkung des Lichts auf die Aenderung der Gewebespannung, durch welche die positiv heliotropischen Krümmungen veranlasst werden, geht dagegen von den stark brechbaren Strahlen, den blauen, violetten und ultravioletten aus, die rothen, orangen, gelben und grünen Strahlen scheinen völlig unwirksam zu sein. Die rothen und gelben Strahlen verhalten sich auch bei der paratonischen Reizung und periodischen Bewegung der Blätter von Phaseolus und Oxalis, wie tiefe Finsterniss, d. h. sie sind unwirksam, während ein Licht, welches aus Blau, Violett und Ultraviolett gemischt ist (bezüglich der einzelnen Farben ist nichts Sicheres bekannt), sich wie Tageshelligkeit verhält [2]. — Auch bei der Bewegung

1) Es ist eine hergebrachte Ausdrucksweise, die blauen, violetten und ultravioletten Strahlen als die chemisch wirksamen zu bezeichnen, weil sie die Vereinigung von Chlor und Wasserstoff zu Salzsäure bewirken, Silbersalze zersetzen u. s. w. Da nun aber die chemischen Vorgänge in der Pflanze vorwiegend von den rothen, gelben, grünen Strahlen bewirkt werden, so ist jene Bezeichnung jedenfalls als unpassend aufzugeben.

2) Ein Gemenge von rothem, orangem, gelbem, grünem Licht erhält man, wenn man das Sonnenlicht durch eine ungefähr einen Centimeter dicke, gesättigte Lösung von doppelchrom-

der Schwärmsporen verhalten sich nach Cohn die minder brechbaren Strahlen wie Dunkelheit, während die Richtung der Bewegung durch die blauen (und wohl auch höher brechbaren) bestimmt wird. — Die oben genannten, wohl auf Bewegungen des farblosen Protoplasma's beruhenden Wanderungen der Chlorophyllkörner in Moosblättern, Farnprothallien, Marchantiabrutknospen werden nach Borodin (l. c.) ebenfalls von den stärker brechbaren Strahlen (Gemenge von Blau, Violett) hervorgerufen; aus Roth, Orange, Gelb, Grün gemengtes Licht verhält sich auch hier wie Dunkelheit; die in der Chininlösung fluorescirenden Strahlen sind nach Borodin für die Bewegung entbehrlich.

Das Wachsthum der Zellen, welches einerseits auf molecularen Bewegungen der assimilirten Nährstoffe, andererseits aber auch auf den chemischen Vorgängen des Stoffwechsels beruht, macht in Bezug auf die Einwirkung der verschiedenen Lichtfarben ein verwickelteres Verhalten geltend; Samenkeime in dem aus Roth, Orange, Gelb, Grün gemischten Licht erwachsen, haben im Allgemeinen mehr Aehnlichkeit mit den in tiefem Schatten entwickelten, im gemischten blauen Licht tritt eine grössere Aehnlichkeit mit den im weissen Licht erwachsenen hervor, doch fehlt es hier noch an einer hinreichenden Zahl genauer Beobachtungen. Die vom Licht abhängige Keimung der Farnsporen wird nach Borodin ausschliesslich durch die minder brechbaren Strahlen hervorgerufen, blaues Licht verhält sich wie Dunkelheit.

Das Licht irdischer Lichtquellen, wie von Lampen verschiedener Art und das im elektrischen Strom glühender Körper scheint nach den vorliegenden Beobachtungen (zumal der von Famintzin und Borodin mit Kerasinlampen angestellten) dieselben Wirkungen zu haben, wie Sonnenlicht, vorausgesetzt, dass Intensität und Brechbarkeit der Strahlen übereinstimmen.

Wie bei den Untersuchungen über die Abhängigkeit bestimmter Vegetationsvorgänge von der Temperatur zunächst immer erst gefragt werden muss, welcher Temperaturgrad in einem gegebenen Falle im I n n e r n des untersuchten Pflanzenorgans herrscht, ebenso muss auch bei genaueren Untersuchungen über die Lichtwirkungen zunächst festgestellt werden, nicht bloss, welche Lichtintensität im Innern der betreffenden Zellen wirklich zur Geltung kommt, sondern auch welche Brechbarkeiten (Farben) das bis zu den fraglichen Zellen vordringende Licht darbietet. Abgesehen von den unterirdischen Pflanzentheilen, den mit Borke umhüllten Stämmen, den in dichten grossen Blattknospen eingeschlossenen jungen Organen u. dergl. sind die wachsenden und assimilirenden Organe durchleuchtet; je tiefer das Licht eindringt, desto mehr verliert es an Helligkeit und die Beobachtung zeigt zugleich, dass im Allgemeinen die stärkstbrechbaren Strahlen schon in den oberflächlichen Gewebeschichten absorbirt werden, während das rothe Licht am tiefsten in die Gewebe eindringt; von den verschiedenen Gewebeschichten eines Apfels, einer Kürbisfrucht, eines dicken saftigen Stengels u. s. w. empfängt nur die äusserste das unveränderte, auffallende Licht (abgesehen von der Spiegelung an den Oberflächen), jede tiefere Schicht wird von einem minder intensiven und von einem anders zusammengesetzten Licht als jede vorhergehende durchleuchtet. Die Veränderung in der Zusammensetzung des Lichts wird vorzugsweise durch Farbstoffe und zumal durch das Chlorophyll herbeigeführt, insofern diese Strahlen bestimmter Brechbarkeit vorwiegend absorbiren, andere durchlassen; ausserdem wird eine Aenderung in der Färbung und Mischung des Lichts im Innern durch die Fluorescenz hervorgebracht, und auch in dieser Beziehung ist das Chlorophyll besonders wirksam.

saurem Kali fallen lässt; das durch eine dunkelblaue Lösung von Kupferoxyd gedrungene Licht besteht dagegen aus Blau, Violett, Ultraviolett.

Mit Hilfe eines einfachen Instrumentes (Handbuch der Experimental-Physiologie, p. 6) überzeugte ich mich, dass z. B. das von einer weissen (von der Sonne beschienenen) Wolke auffallende Licht durch vier dunkelgrüne Kirschenblätter mit wahrnehmbarer Helligkeit hindurchdringt, ebenso durch sieben Blätter von Sonchus asper; dass es mit namhafter Helligkeit 3 Centimeter tief in das Gewebe eines unreifen Apfels, oder das einer Kohlrabiknolle eindringt. Mit Hilfe eines kleinen mit schwefelsaurer Chininlösung gefüllten Glascylinders überzeugt man sich auch leicht, dass die ultravioletten (unsichtbaren) Strahlen von chlorophyllhaltigen Gewebeschichten energisch absorbirt werden — Analysirt man das durch die Gewebe hindurchdringende Sonnenlicht mit Hilfe eines geeigneten Spectroskops (Handbuch p. 7), so überzeugt man sich zunächst, dass der in den Chlorophyllkörnern lebender Zellen enthaltene grüne Farbstoff auf das durchfallende Licht ebenso einwirkt, d. h. dieselben Strahlen absorbirt und durchlässt, wie es eine entsprechend dunkle alkoholische oder ätherische Lösung dieses Farbstoffes thut; es werden vorwiegend und höchst energisch die ultravioletten, violetten und blauen Strahlen, bestimmte Theile des rothen, orangen und hellgelben Lichts absorbirt [1]. Die Absorptionserscheinungen zumal im chlorophyllhaltigen Gewebe sind desshalb besonders wichtig, weil man annehmen darf, dass die wirksamen Strahlen gerade da, wo sie wirken, absorbirt, d. h. in andere Bewegungsformen (in physiologische Arbeit) umgesetzt werden.

§ 10. **Elektricität** [2]. Die chemischen Vorgänge innerhalb der einzelnen Pflanzenzelle, die mit dem Wachsthum der Zellhäute und Protoplasmagebilde verbundenen Molecularbewegungen, die inneren Veränderungen, auf denen die Thätigkeit des Protoplasma's bei der Zellbildung und bei seiner Circulation und Rotation beruht, sind wahrscheinlich mit Störungen des elektrischen Gleichgewichts verbunden, deren thatsächlicher Nachweis durch Experimente bis jetzt aber noch nicht gelungen ist. — Die chemisch verschiedenen Säfte benachbarter Gewebezellen, die Diffusion der Salze und assimilirten Verbindungen von Zelle zu Zelle und ihre Zersetzung muss ebenfalls elektromotorisch wirken; aber auch diess ist noch nicht direct beobachtet; selbst die bei der Sauerstoffabscheidung aus chlorophyllhaltigen Zellen, bei der Kohlensäurebildung in wachsenden Organen (z. B. den Keimpflanzen) und bei der Transpiration der Landpflanzen wahrscheinlich angeregten elektrischen Strömungen sind, obwohl von einigen Physikern untersucht, bis jetzt doch nicht thatsächlich festgestellt oder genauer bestimmt. — Nach den sorgfältigen Beobachtungen von Buff, die von Jürgensen und Heidenhain bestätigt wurden, verhält sich das innere Gewebe der Landpflanze zu ihrer stärker cuticularisirten Oberfläche dauernd negativ elektrisch, die Wurzeloberfläche, von Gewebesäften durchtränkt (wie ein Querschnitt des Gewebes) verhält sich ebenfalls negativ zu der Oberfläche der Stengelglieder und Blätter. Wird eine Pflanze oder ein abgeschnittener Pflanzentheil unter den hier nöthigen Vorsichtsmassregeln in den Schliessungskreis eines sehr empfindlichen Multiplicators eingeschaltet, so geht ein Strom von der cuticularisirten Oberfläche durch den Leitungsdraht zur Wundfläche oder zur Wurzeloberfläche; es ist diess die Folge der Berührung des Zellsafts der Wurzeloberfläche oder einer Schnittwunde mit dem zur Schliessung des Kreises angewandten reinen Wasser. — Die alkalischen Säfte dünnwandigen Phloëms der Fibrovasalstränge sind von den sauren Säften des Parenchyms umgeben und mit ihnen wohl durch Diffusionsströme verbunden;

1) Eine ausführliche Untersuchung der Absorptionserscheinungen im Chlorophyllspectrum hat Askenaty in Bot. Zeitung 1867, Nr. 29. mitgetheilt.

2) Vergl. Sachs: Handbuch der Experimental-Physiologie, p. 74 ff.

dieses elektromotorisch gewiss wirksame Verhältniss ist bis jetzt leider noch nicht in diesem Sinne untersucht.

Die im Boden eingewurzelte Landpflanze bietet mit ihren Blättern und Zweigen der Luft eine grosse Oberfläche dar, das Gewebe der ganzen Pflanze ist mit elektrolytischen Flüssigkeiten durchtränkt; diess sind Verhältnisse, durch welche der Körper der Landpflanze geeignet scheint elektrische Differenzen zwischen der Erde und der Luft auszugleichen, durch Ströme, welche das Gewebe der Pflanze durchsetzen. Da nun die Luft für gewöhnlich eine andere elektrische Spannung zeigt als die Erde und dieses Verhältniss mit dem Wetter mannigfach wechselt, so darf man annehmen, dass wahrscheinlich beständig electrische Ausgleichungen durch die Pflanze hindurch stattfinden; ob diese nun auf die Vegetationsprocesse begünstigend einwirken ist, so wie das ganze hier angedeutete Verhalten, ebenfalls noch nicht wissenschaftlich untersucht. Die höchst gewaltsamen und zerstörenden Ausgleichungen der Elektricität der Luft und der Erde, welche bei Blitzschlägen durch Bäume hindurch stattfinden, zeigen wenigstens, dass auch geringere Elektricitätsdifferenzen zwischen Luft und Erde sich durch die Pflanzen ausgleichen werden.

Die Untersuchungen über die Einwirkung elektrischer Erregungen auf die Bewegungen des Protoplasma's und der durch Gewebespannung beweglichen Blätter haben bis jetzt zu keinem Resultate von physiologisch sehr erheblichem Werthe geführt, obgleich ausgezeichnete Beobachter sich mit diesem Thema beschäftigt haben. Im Allgemeinen lässt sich nur sagen, dass sehr schwache constante Ströme oder Inductionsschläge (während kurzer Zeiten) keine sichtbaren Effecte hervorbringen, dass bei einer gewissen Stärke der elektromotorischen Einflüsse Strömungen am Protoplasma und den beweglichen Gewebekörpern auftreten, die den durch hohe Temperatur und durch mechanische Eingriffe bewirkten ähnlich sind, dass bei einer noch weiter gehenden Steigerung der Stromstärke endlich das Protoplasma getödtet, die Beweglichkeit der Blätter (hier zuweilen ohne Tödtung derselben) bleibend zerstört wird.

Jürgensen liess die Ströme einer Batterie kleiner Grovescher Elemente, deren Kraft durch ein Rheochord normirt wurde, auf das Blattgewebe von Vallisneria spiralis unter dem Mikroskop einwirken; der constante Strom brachte, aus einem Element entwickelt, keine sichtbare Wirkung hervor, der volle Strom von 2—4 Elementen bewirkte eine Verlangsamung der Strömung in den Zellen, bei länger dauernder Einwirkung Stillstand; wird die Leitung unterbrochen, wenn die Bewegung nur verlangsamt war, so stellt diese sich nach Verlauf einiger Zeit wieder her, hatte die Protoplasmabewegung in den Zellen ganz aufgehört, so tritt auch bei sofortiger Oeffnung der Kette keine Bewegung mehr ein. Bei dem Aufhören der Bewegung häufen sich die von dem sehr wässerigen Protoplasma fortgeführten Chlorophyllkörner an verschiedenen Stellen zusammen. — Ein durch 30 Elemente erregter Strom bewirkt dauernden Stillstand bei nur momentaner Schliessung. — Die inducirten Ströme wirken ähnlich wie die constanten; die Zahl der in einer Zeiteinheit durch die Zellen gehenden Inductionsschläge soll aber keinen erheblichen Einfluss auf die Wirkung haben.

Die Formveränderungen des Protoplasma's unter dem Einflusse hinreichend starker elektrischer Ströme sind nach den Beobachtungen Heidenhain's, Brücke's, Max Schultze's, Kühne's, denen ähnlich, welche hohe Temperatur nahe an der oberen Grenze und bei Ueberschreitung derselben hervorbringt. Aus den Beobachtungen Kühne's scheint hervorzugehen, dass das Protoplasma ein sehr schlechter Leiter elektrischer Ströme ist und dass auch die durch solche an bestimmten Stellen des Protoplasma's bewirkten Erregungszustände nich leicht auf andere Stellen fortgepflanzt werden.

Auf die reizbaren Organe der Mimosenblätter, der Staubfäden von Berberis und Mahonia, Centaurea Scabiosa, das Gynostemium von Stylidium graminifolium wirken nach Cohn, Kabsch u. A. schwächere Inductionsschläge wie Erschütterung oder Berührung, die Organe machen die solchen Eingriffen entsprechende Bewegung. Stärkere Inductionsströme, welche die ganze Pflanze durchlaufen, bewirken nach Kabsch an dem Gynostemium von Stylidium Unempfindlichkeit auch für mechanische Reize, nach einer halben Stunde aber trat die Beweglichkeit (Reizbarkeit) wieder ein. — Beachtenswerth ist die Angabe von Kabsch, dass durch stärkere Inductionsschläge, welche die Blättchen von Hedysarum gyrans noch nicht tödten, dennoch die Beweglichkeit derselben für immer vernichtet wird.

§ 11. Wirkungen der Schwerkraft auf die Pflanzen[1]. In dem Paragraphen über die Gewebespannung wurde schon (p. 519) gezeigt, dass die spannungslosen, jungen und weichen Gewebekörper, wenn sie nicht von festen Umhüllungen geschützt sind, ähnlich wie teigige Massen, dem Zug der Schwere folgen, dass darin zunächst der Grund liegt, warum die Spitzen kräftig wachsender Wurzeln, besonders der Hauptwurzeln senkrecht hinabwachsen, dass unter Umständen dieser Zug abwärts, durch Nebenumstände beeinflusst, dahin führen kann, dass die Wurzeln horizontal oder schief fortwachsen, wie es die meisten Nebenwurzeln thun, dass ferner manche, zumal unterirdische Sprosse in gewissen Wachsthumsstadien sich wie Wurzeln verhalten (Typha, Equisetum u. a.) und dass zuweilen bei der Keimung die Abwärtskrümmung nicht an der Wurzel, sondern am ersten Keimblatt erfolgt (Dattel, Allium Cepa), wodurch die Hauptwurzel, deren Wachsthum hier erst später beginnt, mit ihrer Spitze abwärts gerichtet wird. Die mit starken Gewebespannungen versehenen Organe dagegen zeigen die merkwürdige Eigenschaft, dass sie, horizontal oder schief gelegt, sich mit dem freien Ende aufrichten, indem sich eine noch wachsthumsfähige Stelle des Organs auf der Unterseite stärker verlängert und concav aufwärts krümmt. Diesem Vorgang verdanken die aufrecht wachsenden Stämme, Blätter (selbst manche Wurzeln) ihre Richtung; ist aber das Aufwärtsstreben bei geringerer Gewebespannung gering, ist die Steifheit des Organs unbedeutend und krümmt es sich leicht unter der Last eines Gewichts an der überhängenden Spitze, so kann das Aufwärtsstreben ganz oder theilweise überwogen werden; daher können Sprossen und Blätter die mannichfaltigsten Winkel mit dem Horizont bilden und in den verschiedensten Richtungen fortwachsen.

Dass gleich dem Hinabsinken spannungsloser, weicher Gewebemassen auch die Aufwärtskrümmung steifer und gespannter Pflanzentheile von der Schwerkraft veranlasst wird, folgt aus der Thatsache, dass gleichartige Pflanzentheile unter gleichen Umständen aller Orten auf der Erdoberfläche dieselben Winkel mit dem Horizont und mit dem Erdradius des betreffenden Ortes bilden, also eine ganz bestimmte Beziehung zur Richtung der Schwerkraft zeigen.

Mit diesen Wirkungen der Schwere auf die Wachsthumsrichtungen der Pflanzentheile ist aber ihr Einfluss auf die Vegetation noch keineswegs erschöpft. Da jedes kleinste Stofftheilchen in der Pflanze ein Gewicht hat und hinabzusinken strebt, so kommt die Schwerkraft auch bei allen Bewegungen des Wassers und der gelösten Stoffe in der Pflanze mit in Betracht. Bei allen inneren Bewegungen, sofern sie aufwärts gerichtet sind, muss das Gewicht der zu bewegenden Massentheilchen überwunden werden; die Kräfte z. B., welche das Wasser in einer

1) Vergl. Sachs: Handbuch der Experimental-Physiologie, p. 89 ff und p. 509.

transpirirenden Landpflanze von der Wurzel aus durch den Stamm zu den Blättern emporgehoben, müssen so vertheilt und angeordnet sein, dass diese oft enormen Wassermassen, trotz ihres Gewichtes der Richtung des Falls entgegen aufwärts steigen.

Da die Schwerkraft ununterbrochen und auf jeden Theil der Pflanze wirkt, so müssen auch alle Einrichtungen der vegetabilischen Organisation darauf berechnet sein; die Festigkeit und Elasticität des Holzes aufrechter Stämme, die gleichmässige Vertheilung der Last des Laubes und der Aeste nach allen Seiten hin, die Ranken und schlingenden, für Berührung reizbaren Internodien dünner Stämme, die sich unter der Last ihrer Belaubung nicht aufrecht halten können, die verschiedenen Vorrichtungen zum Klettern bei anderen, die Schwimmapparate schwimmender Wasserpflanzen, z. B. die lufterfüllten Blasen im Gewebe der Fucusarten, im Blattstiel von Pontederia und Trapa u. a., die Flugapparate der Samen und trockener Früchte und viele andere Organisationsverhältnisse haben doch nur einen Sinn, insofern es darauf ankommt, das Gewicht der Pflanzentheile, ihr Niederfallen, wo diess den sonstigen Functionen zuwider wäre, zu verhindern. — Eine nähere Beleuchtung dieser Verhältnisse würde übrigens hier zu weitläufig werden und so mag es genügen, sie wenigstens kurz angedeutet zu haben.

Viertes Kapitel.

Die Sexualität.

§ 12. **Das Wesen der Sexualität** liegt darin, dass im Verlauf der Entwickelung der Pflanze zweierlei Zellen erzeugt werden, die einzeln für sich nicht weiter entwickelungsfähig sind, aus deren materieller Vereinigung aber ein entwickelungsfähiges Product hervorgeht.

In verhältnissmässig nur wenigen Fällen und nur bei sehr einfach gebauten Pflanzen, wie den Desmidieen und Mesocarpeen (unter den Algen) sind die beiden sich vereinigenden Zellen von gleicher Entstehung, gleicher Grösse, Form und gleichem Verhalten bei der Verschmelzung[1]; demnach sind sie wahrscheinlich auch hier innerlich verschieden, da sonst die Nothwendigkeit ihrer Vereinigung zu einem entwickelungsfähigen Product (hier der Zygospore) nicht einzusehen wäre; bei manchen anderen Conjugaten, wie den Spirogyren, tritt dieser innere Unterschied wenigstens darin zu Tage, dass die eine der conjugirenden Zellen zu der anderen unbeweglichen hinübergleitet; gewöhnlich aber, und schon bei vielen Algen (Vaucheria, Oedogonium, Coleochaete, Fucus u. a.) und Pilzen (Saprolegnieen), ferner bei allen Charen, Muscineen und Gefässpflanzen macht sich eine vielseitige Verschiedenheit der Sexualzellen in Grösse, Form, Beweglichkeit, Ent-

1) Vergl. De Bary: »Die Familie der Conjugaten«, p. 57 (Leipzig 1858); auch ich betrachte die Conjugation als eine, und zwar als die einfachste Form der Sexualität.

stehung und Betheiligung an der Bildung des sexuellen Products geltend, eine Verschiedenheit, die zumal bei den Algen in den mannichfaltigsten Abstufungen hervortritt, so dass zwischen der Conjugation gleichartiger Zellen und der Befruchtung der Eizellen durch Spermatozoiden Uebergänge bestehen, die jede Grenze als künstlich und unnatürlich erscheinen lassen; auch die Differenz der Sexualzellen bildet sich wie die äussere und innere Gliederung der Pflanzen nur nach und nach und schrittweise heraus, und es ist gerade deshalb wahrscheinlich, dass auf den niedersten Stufen des Pflanzenreichs (z. B. bei den Nostocaceen) überhaupt noch keine Sexualität besteht, oder dass es wenigstens einmal Pflanzen der einfachsten Organisation gab, bei denen sie noch nicht bestand.

Ueberall, wo eine äussere Verschiedenheit der beiden Sexualzellen wahrnehmbar ist, verhält sich die eine bei der Vereinigung activ, sie verliert aber dabei ihre selbständige Existenz; die andere erscheint bei der Vereinigung passiv, sie nimmt die Substanz jener in sich auf und liefert die meist weit überwiegende Masse des ersten Bildungsmaterials für das unmittelbare Product der Vereinigung; jene wird als männliche, diese als weibliche Zelle (Eizelle, Ei) bezeichnet.

Gewöhnlich [1]) befindet sich die weibliche Zelle während des Geschlechtsactes im Zustand einer hautlosen, nackten Primordialzelle; sie entsteht entweder durch blosse Contraction des Protoplasmakörpers einer vorher schon mit Zellhaut umkleideten Zelle (Oogonium der Vaucherien, Oedogonieen, Coleochaeten), oder durch Theilung des Protoplasma's einer solchen unter Contraction und Abrundung (Saprolegnieen, Fucaceen), oder durch freie Zellbildung, wie im Corpusculum der Coniferen und im Embryosack der Angiospermen. Bei den Muscineen und Gefässkryptogamen ist die Entstehungsweise der Eizelle im Archegonium noch zweifelhaft. In diesen Fällen ist die Eizelle kugelig oder ellipsoidisch, nur bei den Angiospermen zuweilen von grösserer Länge; im Allgemeinen hat sie die einfachste Form, welche die Pflanzenzelle anzunehmen im Stande ist, mit der äusseren Abrundung ist auch der Mangel innerer Differenzirung verbunden, wenigstens erscheint diese, wo sie vorhanden ist (Chlorophyll und körnige Einschlüsse bei Oedogonien und anderen Algen) als ein für die Befruchtung selbst nebensächliches Moment. — Die Eizelle ist niemals activ beweglich, auch wenn sie, wie bei den Fucaceen, nach aussen entleert wird und durch die anhängenden Spermatozoiden in Rotation geräth; gewöhnlich bleibt sie in der sie erzeugenden Mutterzelle (Oogonium bei Algen und Pilzen, Centralzelle des Archegonium der Muscineen und Gefässkryptogamen, Corpusculum der Gymnospermen, Embryosack der Angiospermen) eingeschlossen, wo sie die Befruchtung durch die männliche Zelle erwartet. Während die letztere durch die Vereinigung als Zelle zu Grunde geht, wird die Eizelle zu einer vollständigeren Individualisirung angeregt, die sich zunächst überall durch Bildung einer Zellstoffhaut ausspricht, auch dann, wenn die Eizelle durch blosse Contraction des Protoplasma's eines Oogoniums entstand, in dessen Zellhaut sie noch eingeschlossen liegt, wie bei den Oedogonien und Vaucherien; auch in dieser Hinsicht verhält sich die Zygospore der Conjugaten und Mucorineen wie eine befruchtete Eizelle.

1) Die Florideen (p. 217) und Pezizen (p. 239), sowie die Sporenknospe der Characeen berücksichtige ich hier nur nebenbei, wie es sich eben ohne weitläufige Auseinandersetzungen thun lässt.

Die männlichen Zellen zeigen in ihrer Form und ihrem Verhalten bei der Befruchtung grössere Verschiedenheiten. Sie bewegen sich immer zu der ruhenden Eizelle hin; passiv vom Wasser getragen bei den Florideen, activ schwimmend bei den Fucaceen, Vaucherien, Oedogonien und anderen Algen, bei manchen Saprolegnieen, bei allen Characeen, Muscineen und Gefässkryptogamen; oder die männliche Zelle wächst zur weiblichen hin (Antheridienschläuche mancher Saprolegnieen), oder sie wird passiv auf das Conceptionsorgan übertragen, wie das Pollenkorn der Phanerogamen und wächst dann bis zur Eizelle hin. Von der weiblichen Zelle oder ihrer nächsten Umgebung scheint eine diese Bewegung der männlichen Zelle bestimmende Wirkung auszugehen; kommen die Spermatozoiden der Oedogonien (De Bary l. c. p. 59) oder Marsilien (Hanstein) in die Nähe des weiblichen Organs, so ändern sie ihre Richtung und Geschwindigkeit und eilen direct auf die Eizelle zu; dass die Pollenschläuche der Phanerogamen die enge Micropyle der Samenknospen auffinden, hängt gewiss zum grossen Theil von der Configuration der Fruchtknotenhöhle und der Lage der Samenknospen ab, damit ist aber keineswegs eine mehr directe Beziehung zwischen dem wachsenden Pollenschlauchende und der unbefruchteten Eizelle ausgeschlossen; wie eine solche Einwirkung aber zu Stande kommt, ist bis jetzt völlig räthselhaft. — Die grosse Verschiedenheit der Gestalt der männlichen Zellen tritt hinreichend hervor, wenn man die rundlichen, schwärmsporenähnlichen Spermatozoiden der Oedogonieen und Coleochaeten mit den fadenförmigen der Characeen, Muscineen und Gefässkryptogamen und mit dem Pollenschlauch der Phanerogamen vergleicht; offenbar ist die Form wesentlich darauf berechnet, die richtige Bewegung zu vermitteln, den befruchtenden Stoff in einer den jeweiligen Verhältnissen entsprechenden Weise zur weiblichen Zelle hinzutragen, während für die Befruchtung der letzteren selbst wohl nur die Qualität des Stoffes in Betracht kommt. — Nach dem gegenwärtigen Stande der Beobachtungen darf man annehmen, dass die Befruchtung immer in einer Vermischung der befruchtenden Substanz der männlichen Zelle mit dem Protoplasma der weiblichen besteht; bei der Conjugation ist die Vermischung durch die Verschmelzung beider Zellen gegeben, bei der Befruchtung der Oedogonien und Vaucherien wurde von Pringsheim das Eindringen des Spermatozoides in das Protoplasma der Eizelle und seine Auflösung in diesem beobachtet; die Spermatozoiden der Muscineen und Farne wurden von Hofmeister, die der Marsilien von Hanstein bis in die Archegonien hinein verfolgt, und aus dem Umstande, dass man in befruchteten Archegonien neben der Eizelle meist keine Spermatozoiden findet, darf man auf ihre Verschmelzung mit dieser schliessen; dass nun auch bei den Phanerogamen eine Vermischung gewisser durch Diffusion übertretender Stoffe des Pollenschlauchs mit der Eizelle stattfindet, darf aus der Analogie mit den Algen geschlossen werden; es wäre unerklärlich, wie die blosse Berührung des oft dickwandigen Pollenschlauchs mit dem Embryosack, selbst entfernt von der Eizelle, diese befruchten sollte, während bei jenen eine so vollständige Verschmelzung der männlichen und weiblichen Zelle dazu nöthig ist.

Die Sexualzellen derselben Pflanze sind nicht bloss äusserlich verschieden; die Unfähigkeit jeder einzelnen für sich, einen neuen Entwickelungsprocess einzuleiten, während beide zusammen ein lebensfähiges Product liefern, zeigt, dass einer jeden gewisse Eigenschaften fehlen, welche die andere besitzt und ergänzt. Diese Verschiedenheit der Sexualzellen, die sexuelle Differenz, wird auf einem

mehr oder minder langem Wege vorbereitet, durch den Geschlechtsact ausgeglichen, das geschlechtlich erzeugte Product verdankt seine Entstehung der Ausgleichung der sexuellen Differenz. Bei den Conjugaten u. a., wo die sexuelle Differenz äusserlich gering, oft selbst unmerklich ist, sind auch die vorausgehenden Entwickelungsprocesse gleichartig, die Mutterzellen und Urmutterzellen der beiden Sexualzellen sind äusserlich nicht verschieden. Wo aber die sexuelle Differenz grösser wird, da erscheint sie schon in den vorausgehenden Entwickelungsprocessen vorbereitet; so ist die Mutterzelle der Spermatozoiden der Oedogonieen anders geformt als die Mutterzelle des Eikörpers; die Verschiedenheit in der Vorbereitung macht sich bei den Oedogonien mit Zwergmännchen besonders auffallend geltend. Bei den Vaucherien sind die Zweige, welche zu Antheridien werden schon frühzeitig von denen verschieden, welche das Oogonium bilden; die geschlechtliche Differenz der Characeen wird in der ganz verschiedenen Entwickelung der Sporenknospen und Antheridien weit ausholend vorbereitet, auch die Stellung beider Geschlechtsorgane am Blatt ist hier eine constant verschiedene; ebenso wird bei den Muscineen und Gefässkryptogamen die Entstehung der Spermatozoiden und die der Eizellen durch die Bildung der Antheridien und Archegonien in verschiedener Weise vorbereitet; bei den Phanerogamen sind Pollen- und Eizellen immer Producte verschiedener Blattgebilde, der Staubblätter und Carpelle (resp. Samenknospen), deren Verschiedenheit lange vor der Anlage der Geschlechtszellen selbst hervortritt. — Die Vorbereitung beschränkt sich aber nicht auf die Verschiedenheit der Organe, welche die Sexualzellen unmittelbar produciren, sie greift in den verschiedenen Classen oft so weit zurück, dass die ganze Pflanze als männliche oder weibliche Pflanze sich ausbildet, indem sie nur männliche oder nur weibliche Geschlechtszellen erzeugt; so schon bei manchen Algen, Characeen, Moosen, den Prothallien der Gefässkryptogamen; bei den Phanerogamen wird die Blüthe eine männliche oder eine weibliche, oder die ganze Pflanze bringt nur männliche oder weibliche Blüthen.

Dieses Zurückgreifen der Sexualdifferenz auf weit vorausgehende Entwickelungsprocesse, diese weit ausholende Vorbereitung zeigt, wie gross die Kluft sein muss, die schliesslich zwischen den Eigenschaften der männlichen und weiblichen Zelle liegt. Sehr merkwürdig ist dabei die Thatsache, dass die sexuelle Vorbereitung selbst über die durch den Generationswechsel gegebenen Wendepuncte in der Entwickelung des Individuums hinausgreift[1]; bei den Algen, Characeen, Muscineen, Farnen, Equiseten stellt sich der Generationswechsel so dar, dass die eine der Wechselgenerationen während ihrer Entwickelung die Geschlechtsdifferenz ausbildet, dass dagegen in der folgenden Generation die sexuelle Differenz ausgeglichen ist; man hat also in diesen Fällen eine geschlechtliche und eine ungeschlechtliche (neutrale) Generation im Entwickelungsgang des Individuums; die ungeschlechtliche Generation ist das Product der Ausgleichung der sexuellen Differenz der Geschlechtsgeneration; beide Generationen sind zumal bei den Muscineen und Gefässkryptogamen morphologisch wesentlich verschieden, sie folgen ganz verschiedenen Entwickelungsgesetzen, einer der Wendepuncte tritt dabei immer in der befruchteten Eizelle ein; das aus der ungeschlechtlichen (neutralen) Spore entwickelte Prothallium der Farne und Equiseten z. B. ist morphologisch

1) Man beachte im Folgenden das p. 187—190 Gesagte.

ein Thallus ohne Blätter und ohne Wurzeln, physiologisch ist seine Bedeutung durch die Erzeugung der Antheridien und Archegonien bestimmt; die befruchtete Eizelle des Archegoniums dagegen bildet das Farnkraut, morphologisch charakterisirt durch die Differenzirung in Stamm, Blatt, Wurzel; in geschlechtlicher Beziehung aber ist diese morphologisch differenzirte Pflanze indifferent, neutral, sie entwickelt keine männlichen und weiblichen Zellen, aber ungeschlechtliche Sporen. Vergleicht man nun mit diesen Verhältnissen den Entwickelungsgang der Rhizocarpeen und Selaginellen, so zeigt sich, dass die beiden Generationen, Prothallium und wurzelbildende Laubpflanze noch wesentlich in demselben Verhältniss zu einander stehen, wie bei den Farnen und Equiseten, allein die sexuelle Differenz greift hier schon auf die Spore selbst zurück, die Sporen sind von zweierlei Art, grosse weibliche, welche das kleine weibliche Prothallium erzeugen und kleine männliche, welche nur Spermatozoiden bilden. Die Vorbereitung dieser sexuellen Differenz macht sich schon innerhalb der ungeschlechtlichen Generation dadurch geltend, dass Sporangien von bestimmter Stellung nur weibliche, andere nur männliche Sporen bilden; bei Salvinia greift die Vorbereitung noch weiter zurück, insofern jede ganze Sporenfrucht nur weibliche andere nur männliche Sporangien erzeugt. Es wurde nun schon p. 316 gezeigt, wie bei den Phanerogamen der Embryosack der grossen, das Pollenkorn der kleinen Spore der heterosporen Gefässkryptogamen, wie ferner das Endosperm dem Prothallium derselben entspricht. Das Endosperm (–Prothallium) erscheint hier nicht mehr als selbständiger Organismus, sondern nur noch als Theil der vorhergehenden Generation, bei den Angiospermen ist es oft schon der Anlage nach rudimentär, zuweilen fehlt es, die weiblichen Geschlechtszelle (Eizelle, Keimbläschen) ist hier das unmittelbare Product des Embryosackes, der der grossen Spore entspricht; die eigentliche Geschlechtsgeneration tritt also immer mehr zurück, sie wird als solche bedeutungslos, aber die sexuelle Differenz greift auf die sporenbildende Generation zurück, diese selbst bildet in sich, d. h. an ihren Staubblättern und Samenknospen die Geschlechtsorgane, und wo die phanerogame Pflanze eine diöcische ist, da trifft die sexuelle Differenz das ganze Individuum, es ist entweder weiblich oder männlich; bei allen Kryptogamen dagegen ist es immer nur die eine Generation im Entwickelungsgange des Individuums, welche diöcisch auftreten kann.

Diese hier nur angedeuteten Betrachtungen zeigen, dass die sexuelle Differenz bei verschiedenen Pflanzenclassen in einem ganz verschiedenen Verhältniss zu der morphologischen Differenzirung steht, welche sich im Generationswechsel ausspricht. Damit hängt die fernere Thatsache innig zusammen, dass das Product der befruchteten Eizelle bei verschiedenen Pflanzen die verschiedenste morphologische Bedeutung hat. Bei den Conjugaten ist es eine Zygospore, aus der sich später Zellengenerationen entwickeln, die den Mutterzellen der Zygospore gleichen, bei den Vaucherien, Oedogonien, Coleochaeten ist das Product der Sexualzellen die Oospore, aus der sich eine ungeschlechtliche Generation entwickelt, die aber auf verschiedene Weise aus der Oospore hervorgeht; bei den Muscineen ist das neutrale Product der befruchteten Eizelle die sogenannte Moosfrucht, bei den Gefässkryptogamen und Phanerogamen ist es die belaubte und bewurzelte Pflanze.

Der durch die Vereinigung der Sexualzellen, durch die Befruchtung hervorgerufene Entwickelungsprocess beschränkt sich gewöhnlich nicht bloss auf den erzeugten Embryo, sondern auch in der Mutterpflanze selbst finden mannichfaltige Veränderungen statt; bei den Coleochaeten ist die Berindung der Oospore eine solche, bei den Characeen wachsen

nach der Befruchtung die Hüllschläuche der Sporenknospe, ihre Windungen werden zahlreicher, ihre Häute verholzen auf der Innenseite; bei den Lebermoosen entstehen verschiedene Umhüllungen aus der Mutterpflanze, welche die in der Calyptra eingeschlossene Frucht umgeben; bei den Laubmoosen ist die Bildung der Vaginula, bei allen Muscineen die Ausbildung der Calyptra selbst hierher zu rechnen. Das den heranwachsenden Farnembryo umgebende Gewebe des Prothalliums wächst anfangs lebhaft mit; bei den Phanerogamen beruht die ganze Ausbildung des Samens und der Frucht auf den in der Mutterpflanze durch die Befruchtung der Eizelle hervorgerufenen Veränderungen. Die beiden merkwürdigsten Fälle finden sich aber bei den Florideen (und Pezizen) einerseits und den Orchideen andererseits. Bei jenen bewirkt die Befruchtung überhaupt nicht unmittelbar die Bildung eines Embryos, sondern Wachsthumsvorgänge an der Mutterpflanze, in deren Folge das Cystocarp der Florideen, der Fruchtkörper der Pezizen entsteht. Bei den Orchideen dagegen machen sich schon vor der Befruchtung die Wirkungen der Pollenschläuche auf die Mutterpflanze geltend; Hildebrand [1]) zeigte, dass bei allen untersuchten Orchideen zur Zeit der Bestäubung die Samenknospen noch nicht conceptionsfähig sind, bei manchen (Dendrobium nobile) sind sie noch nicht einmal angelegt; erst durch das Wachsthum der Pollenschläuche im Gewebe der Narbe und des Griffels bilden sich die Samenknospen so weit aus, dass endlich die Befruchtung stattfinden kann; bei den Orchideen ist die Entstehung der weiblichen Zelle also ein Resultat der Bestäubung, sie entsteht durch die Wirkung des männlichen Pollenschlauches auf das Gewebe der Mutterpflanze.

Wenn der Embryo sich innerhalb der Mutterpflanze ausbildet, wie bei den Muscineen und Gefässkryptogamen, so entzieht er dieser seine Nährstoffe, was bei letzteren mit völliger Erschöpfung und dem Absterben des Prothalliums verbunden ist; bei den Phanerogamen wird nicht nur der Embryo meist schon innerhalb der Frucht weit ausgebildet, sondern auch durch die Anhäufung von Reservenahrung im Samen, durch die Ausbildung der Frucht eine grosse Masse von Assimilationsproducten der Mutterpflanze entzogen; in vielen Fällen wird diese auch hier völlig erschöpft, sie giebt alle disponiblen Bildungsstoffe an die Samen und Früchte und stirbt ab (monocarpe Pflanzen). Es leuchtet ein, dass alle diese Veränderungen, die mannichfaltigsten Bewegungen der Stoffe in der Mutterpflanze, welche mit jenen Vorgängen verbunden sind, Folgen der Befruchtung sind, weit greifende Folgen, welche durch die Vereinigung mikroskopisch kleiner, für die beste Waage unwägbarer Zellen hervorgerufen werden.

§ 13. **Einfluss der Abstammung der Sexualzellen auf den Erfolg der Befruchtung.** Die männlichen und weiblichen Zellen oder die sie erzeugenden Organe entstehen entweder dicht neben einander oder weiter entfernt auf derselben Pflanze, oder sie entstehen auf verschiedenen Exemplaren derselben Pflanzenart; die Sexualzellen derselben Pflanzenart können also ihrer Abstammung nach mehr oder minder nahe verwandt sein, sie können sich zu einander verhalten wie Geschwister, wie Geschwisterkinder oder wie deren Enkel und Urenkel u. s. w. — Es frägt sich nun, welchen Einfluss diese Verwandtschaft in der Abstammung der männlichen und weiblichen Zellen auf den Erfolg der Befruchtung geltend macht. Gegenwärtig lässt sich zwar in dieser Beziehung kein allgemeines Gesetz aussprechen, aber die weit überwiegende Mehrzahl der Erscheinungen deutet darauf hin, dass *die geschlechtliche Vereinigung zu nahe verwandter Sexualzellen für die Erhaltung der Pflanzen nachtheilig ist, und zwar im Allgemeinen um so mehr, je weiter die morphologische und sexuelle Differenzirung fortschreitet.* Nur bei wenigen niederen Pflanzen kommt es vor, dass die sich

1) Hildebrand in Bot. Zeitung 1863, p. 341.

fruchtbar vereinigenden Sexualzellen Schwesterzellen sind; so z. B. bei Rhynchonema unter den Conjugaten und bei manchen Saprolegnieen, wie bei der auf p. 12 dargestellten, wo die Antheridienschläuche die Schwesterzellen des Oogoniums sind; aber schon bei den meisten anderen Algen und Pilzen sind die Sexualzellen derselben Pflanze von entfernterer Verwandtschaft (Spirogyra, Oedogonien, Fucus platycarpus u. a.), und überall da, wo die Befruchtung durch activ oder passiv bewegliche Spermatozoiden vermittelt wird, ist wenigstens die Möglichkeit gegeben, dass sie mit Eizellen von entfernterer Abkunft zusammentreffen; schon bei den Vaucherien, wo das Antheridium die Schwesterzelle des Oogoniums ist, deutet die Krümmung der ersteren und die Richtung, in welcher die Spermatozoiden entleert werden darauf hin, dass die Befruchtung gewöhnlich nicht zwischen den neben einander stehenden, sondern zwischen entfernteren Organen oder selbst zwischen denen verschiedener Exemplare stattfindet. Das Streben, nur Sexualzellen von möglichst entfernter Verwandtschaft der Abstammung innerhalb derselben Art zur Befruchtung zuzulassen, macht sich durch sehr verschiedene Einrichtungen geltend; in einfachster Weise zunächst dadurch, dass auf jedem geschlechtlichen Exemplar der Pflanze nur männliche oder nur weibliche Organe erzeugt werden, zwischen den beiden zur Vereinigung kommenden Sexualzellen liegt also der ganze Entwickelungsprocess der beiden betreffenden Pflanzen, wenn sie von derselben Mutterpflanze, und eine noch längere Entwickelungsreihe, wenn die betreffenden Pflanzen selbst von verschiedenen Mutterpflanzen abstammen. Diese Vertheilung der Geschlechter, die wir allgemein als diöcische bezeichnen können, findet sich nun in allen Classen und Ordnungen des Pflanzenreichs verbreitet, und eben diese Verbreitung weist darauf hin, dass es eine für die Erhaltung der verschiedensten Arten nützliche Einrichtung ist; so finden wir den Diöcismus bei vielen Algen, z. B. den meisten Fucaceen, bei manchen Saprolegnieen, bei manchen Characeen (Nitella syncarpa u. a.), bei vielen Muscineen, am Prothallium mancher Farne (Osmunda regalis), der meisten Equiseten, ferner bei vielen Gymnospermen und Angiospermen.

Ist der Pflanzenkörper, welcher die Sexualorgane producirt, an sich schon gross oder doch reich gegliedert, so wird eine weit entfernte Verwandtschaft der beiderlei Sexualzellen schon dadurch erreicht, dass sich die männlichen auf anderen Zweigen als die weiblichen entwickeln; auch dieses Verhältniss, welches allgemein als Monöcismus bezeichnet werden kann, ist im Pflanzenreiche weit verbreitet (manche Algen, viele Muscineen, sehr viele Gymnospermen und Angiospermen) [1].

Aber auch das für den oben ausgesprochenen Satz scheinbar ungünstigste Verhältniss ist im Pflanzenreich häufig realisirt, indem die Geschlechtsorgane dicht beisammen entstehen, die Sexualzellen also von naher, wenn auch nicht immer nächster Abstammung sind; so producirt derselbe Zellenfaden der Oedogonien männliche und weibliche Zellen, derselbe Vaucherienschlauch dicht nebeneinander Antheridien und Oogonien, dasselbe Receptaculum von Fucus platycar-

1) Auch die als Polygamie bezeichnete Geschlechtervertheilung, die schon p. 451 erwähnt wurde, ist unter den Einrichtungen zu nennen, welche die beständige Selbstbefruchtung einer Blüthe oder eines Individuums verhindern.

pus erzeugt Eizellen und Spermatozoiden, die Sporenknospe der meisten Characeen entsteht ganz dicht neben dem Antheridium auf demselben Blatt, die Archegonien und Antheridien mancher Moose (Bryumarten) sind zu Zwitterblüthen zusammengestellt, die Prothallien vieler Farne produciren beiderlei Geschlechtsorgane nahe neben einander, bei den Angiospermenblüthen ist der Hermaphroditismus typisch und sehr allgemein. Allein in allen diesen Fällen, wo es scheinbar darauf abgesehen ist, die Vereinigung von Sexualzellen naher Verwandtschaft zu begünstigen, sind zugleich Einrichtungen vorhanden, welche es verhindern, dass die männlichen Zellen mit den neben ihnen erzeugten weiblichen zusammentreffen, oder es ist doch dafür gesorgt, dass diess nicht immer zu geschehen braucht; eine Thatsache, die zuerst von Conrad Sprengel (1793) erkannt und von Darwin, Hildebrand und Anderen in neuerer Zeit erweitert wurde [1]. Gerade an den hermaphroditen Blüthen und den ihnen ähnlichen Geschlechtervertheilungen der Kryptogamen zeigt es sich sehr schlagend, dass das Zusammenwirken von Sexualzellen naher Verwandtschaft für den Bestand der meisten Pflanzen schädlich sein muss, da so verschiedene oft ganz erstaunliche Mittel angewendet werden, um die Befruchtung innerhalb eines hermaphroditen Geschlechtsapparates zu vermeiden. Eines der gewöhnlichsten und einfachsten Mittel ist die D i c h o g a m i e, d. h. die ungleichzeitige Entwickelung der beiden Geschlechtsorgane innerhalb eines und desselben hermaphroditen Geschlechtsapparates, so dass die dicht neben einander erzeugten (nahe verwandten) Sexualzellen zu verschiedener Zeit functionsfähig werden, also nicht zusammenwirken können, die männliche Zelle muss mit der weiblichen eines andern hermaphroditen Geschlechtsapparates sich vereinigen. So ist es ganz gewöhnlich bei den hermaphroditen Blüthen der Angiospermen, aber auch bei den meisten bissexuellen Farnprothallien und bei den nicht diöcischen Characeen, wo die Sporenknospe zwar dicht neben dem Antheridium entsteht, aber später als dieses seine sexuelle Reife erlangt (sehr auffallend z. B. bei Nitella flexilis, p. 264, Fig. 196 *B*). Bei den dichogamen Phanerogamenblüthen werden zur Uebertragung des Pollens auf die Narbe anderer Blüthen die Insecten verwendet, zu welchem Zweck ganz besondere Einrichtungen der Blüthentheile vorhanden sind, die wir später noch näher betrachten wollen; bei den dichogamen Nitellen und Farnprothallien genügt die Bewegung der Spermatozoiden, die bei dichtem Wuchs der Pflanzen leicht auf die Archegonien benachbarter Prothallien oder auf die Sporenknospen anderer Nitellenblätter, oder selbst anderer Pflanzen dieser Art gelangen. Ob bei den oben genannten Algen und manchen Muscineen Dichogamie vorhanden ist, ist fraglich, jedenfalls ist aber durch die Beweglichkeit der Spermatozoiden und die sonstigen hier obwaltenden Verhältnisse die Möglichkeit gegeben, dass jene auf die Eizellen anderer Pflanzen oder anderer Zweige derselben Pflanze treffen.

1) Conrad Sprengel (Das neu entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen, Berlin 1793, p. 43) sprach zuerst den folgenreichen Gedanken aus: »Da sehr viele Blumen getrennten Geschlechts und wahrscheinlich wenigstens eben so viele Zwitterblumen Dichogamisten sind, so scheint die Natur es nicht haben zu wollen, dass irgend eine Blume durch ihren eigenen Staub befruchtet werden solle«. — Darwin (On the various centrivauces by wich Orchids are fertilised, p. 359) sagt: »Nature tells us in the most emphatic manner, that she abhors p e r p e t u a l self-fertilisation« und ferner: »No hermaphrodite fertilises itself for perpetuity of generations«.

Bei den Angiospermen kommen aber neben der häufigen Dichogamie noch ganz andere Einrichtungen vor, welche ausschliesslich den Zweck verfolgen, mit Hilfe der Insecten den Pollen hermaphroditer Blüthen auf die Narbe anderer Blüthen, oft selbst der Blüthen anderer Pflanzen übertragen zu lassen. Bei den meisten Orchideen, Asclepiadeen, Viola u. a. entwickeln sich die Geschlechtsorgane jeder einzelnen Blüthe zwar gleichzeitig, aber es sind zur Zeit der Geschlechtsreife mechanische Einrichtungen vorhanden, welche es verhindern, dass der Pollen auf die Narbe derselben Blüthe kommt, er muss von Insecten auf andere Blüthen übertragen werden. In anderen Fällen, wie bei Corydalis cava (von Hildebrand nachgewiesen) fällt der Pollen wirklich auf die Narbe derselben Blüthe, er ist aber hier ohne Wirkung, er wirkt nur dann befruchtend, wenn er auf die Narbe einer andern Blüthe, und nur dann vollkommen befruchtend, wenn er auf die Blüthen einer anderen Pflanze derselben Art übertragen wird; diese Pflanze ist also nur morphologisch hermaphrodit, physiologisch in Bezug auf die Geschlechtsfunction aber diöcisch; ähnlich verhält sich nach John Scott Oncidium microchilum, insofern der Pollen auf die Narbe derselben Blüthe übertragen nicht befruchtend wirkt, während er ein anderes Individuum zu befruchten vermag und auch das weibliche Organ durch fremden Pollen befruchtet wird [1]. Pollen und Narbe derselben Blüthe sind also functionsfähig, aber nur für die Organe einer fremden Blüthe. Aehnliche Verhältnisse wurden von Gärtner an Lobelia fulgens und Verbascum nigrum beobachtet.

Nicht minder merkwürdig und auf die gegenseitige Befruchtung verschiedener Pflanzen derselben Art mit hermaphroditen Blüthen berechnet, ist die Heterostylie; die Exemplare derselben Pflanzenart sind in diesem Falle bezüglich ihrer Geschlechtsorgane verschieden; das eine Exemplar bildet ausschliesslich Blüthen mit langem Griffel (hochstehender Narbe) und kurzen Filamenten (tiefstehenden Antheren), das andere Exemplar dagegen Blüthen mit tiefstehender Narbe und hochstehenden Antheren; man hat also in diesem Falle innerhalb derselben Pflanzenart Exemplare mit macrostylen und solche mit microstylen Blüthen; so z. B. bei Linum perenne, Primula sinensis und anderen Primulaceen; es kommt aber auch, wie bei vielen Oxalisarten und Lythrum Salicaria vor, dass dreierlei Längenverhältnisse der Geschlechtsorgane in den Blüthen dreier Exemplare derselben Art auftreten, ausser der Blüthenform mit macrostylen und der mit microstylen Blüthen findet sich noch eine mit mesostylen Blüthen. Für diese Fälle der Heterostylie haben nun Darwin und Hildebrand nachgewiesen, dass die Befruchtung nur dann möglich ist (Linum perenne) oder doch nur dann den besten Erfolg hat, wenn der Pollen der macrostylen Blüthe auf die microstyle Narbe einer anderen Pflanze und der Pollen der microstylen Blüthe auf die macrostyle Narbe einer anderen Pflanze übertragen wird; wo dreierlei Griffellängen vorhanden sind, da schlägt die Befruchtung nach derselben erweiterten Regel am besten an, wenn der Pollen auf diejenige Narbe übertragen wird, die in einer andern Blüthe auf derselben Höhe steht, wie die Anthere, aus welcher der Pollen stammt.

Während bei den zahlreichen Diclinen, Dichogamen und den später genann-

1) Nach Fritz Müller (Bot. Zeitung 1868, p. 114) wirken Pollenmassen und Narbe desselben Stockes bei verschiedenen Oncidiumarten geradezu giftig tödtend auf einander.

ten Phanerogamen die Insecten den Pollen von einer Blüthe in die andere tragen, kommt es verhältnissmässig nur selten vor, dass die Bestäubung auch ohne Insectenhilfe von einer Blüthe auf andere hin stattfindet; so z. B. bei manchen Urticeen wie Pilea und Moreen wie Broussonetia, wo die aus der Knospenlage plötzlich hervorschnellenden Antheren ihren leichten Pollen als zartes Staubwölkchen in die Luft streuen, die es den weiblichen Organen anderer Blüthen zuweht; noch einfacher ist es bei dem Roggen; die Blüthen der Roggenähre öffnen sich einzeln, meist morgens; die sich rasch verlängernden Filamente stossen die reifen Antheren aus den Spelzen hervor; die Antheren hängen dann an den langen Filamenten abwärts, öffnen sich sofort und lassen den schweren Pollen hinunterfallen; er fällt auf die Narben tiefer stehender Blüthen derselben Aehre oder benachbarter Aehren, wobei die Schwankungen der Halme unter dem Winde mitwirken.

Bei dem schon unter den Kryptogamen, noch mehr unter den Phanerogamen so deutlich ausgesprochenen Streben, die Befruchtung innerhalb desselben bissexuellen Geschlechtsapparates (Selbstbefruchtung) zu vermeiden, ist es eine sehr auffallende Thatsache, dass unter den Angiospermen mehrere Pflanzen vorkommen, welche zweierlei hermaphrodite Blüthen bilden, nämlich grosse, die gewöhnlich der Befruchtung durch den Pollen anderer Blüthen zugänglich sind, und kleine mehr oder minder verkümmerte, zuweilen unterirdische Blüthen, die sich niemals öffnen, deren Pollen aus den Antheren unmittelbar seine Schläuche nach der Narbe hinsendet und die Samenknospen befruchtet; es kommen hier also an demselben Exemplar einer Pflanzenart Blüthen vor, von denen die einen der Fremdbestäubung, die anderen ausschliesslich der Selbstbestäubung zugänglich [1]) sind; so z. B. bei Oxalis acetosella, wo die kleinen am Boden verborgenen Blüthen auftreten, wenn die grossen Blüthen ihre Früchte schon reifen, ferner bei Impatiens nolitangere, Lamium amplexicaule, Specularia perfoliata und vielen Violaarten (V. odorata, elatior, canina, mirabilis u. a.), Ruellia clandestina, bei manchen Papilionaceen (Amphicarpaea, Voandzeia), Commelina bengalensis u. a. Wo in diesen Fällen die grossen, typisch ausgebildeten Blüthen fruchtbar sind, da können und müssen wenigstens gelegentlich im Laufe der Generationen Kreuzungen mit anderen Blüthen derselben Art eintreten, und dann erscheinen die kleinen, verkümmerten, sich selbst befruchtenden Blüthen mehr als eine nebenhergehende Einrichtung, deren Zweck und Bedeutung allerdings unbekannt ist; merkwürdig und der allgemeinen Regel anscheinend widersprechender ist es aber, dass die grossen typischen Blüthen zuweilen eine Neigung zur Unfruchtbarkeit haben (Violaarten), oder ganz unfruchtbar sind (Voandzeia), so dass die Fortpflanzung in solchen Fällen auf den sich selbst befruchtenden abnormen Blüthen vorwiegend oder allein beruht. Da indessen noch manche Fragen, die hier zu lösen wären, ihrer Beantwortung entgegensehen, so können diese immerhin selteneren Vorkommnisse die allgemeine Regel nicht umstossen.

In anderen Fällen, wie bei den meisten Fumariaceen, Canna indica, Salvia hirta, Linum usitatissimum, Draba verna, Brassica Rapa, Oxalis micrantha und sensitiva kommt (nach Hildebrand) vermöge der Lage der Geschlechtstheile der Pollen unmittelbar auf die Narbe derselben Blüthe und wirkt auch befruchtend;

1) H. v. Mohl; »Einige Beobachtungen über dimorphe Blüthen« in Bot. Zeitung 1863, Nr. 42, 43.

aber in solchen Fällen ist, da die Blüthen von Insecten besucht werden, wenigstens eine gelegentliche Kreuzung mit anderen Blüthen nicht vermieden. Selbst unter den Orchideen, wo sonst die wunderbarsten Vorrichtungen zur Vermeidung der Selbstbestäubung vorkommen, findet sich bei Cephalanthera grandiflora nach Darwin der Fall, dass die Pollenkörner ihre Schläuche von der Anthere aus in die Narbe hineinsenden; nach Darwin's Versuchen ist aber der Ertrag an guten Samen geringer, wenn die Pflanzen allein dieser Selbstbestäubung überlassen sind, als wenn man sie mit Hilfe der Insecten der Kreuzung, der Bestäubung mit fremdem Pollen aussetzt.

Ein klares Verständniss der im Paragraph kurz angedeuteten Verhältnisse der Dichogamie, Heterostylie und sonstigen Einrichtungen zur Fremdbestäubung der Blüthen ist nur durch ein sorgfältiges Studium zahlreicher, einzelner Fälle zu gewinnen; man vergleiche darüber: Chr. Conrad Sprengel: »Das neuentdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen« mit 25 Kupfertafeln (Berlin 1793). — Darwin: »Ueber die Einrichtungen zur Befruchtung britischer und ausländischer Orchideen durch Insecten und über die günstigen Erfolge der Wechselbefruchtung« (übers. von Bronn, Stuttgart 1862). — Fr. Hildebrand: »Die Geschlechtervertheilung bei den Pflanzen und das Gesetz der vermiedenen und unvortheilhaften stetigen Selbstbefruchtung« (Leipzig 1867).

Mehr als bei irgend einer anderen Gelegenheit tritt es bei der Befruchtung der Blüthen hervor, wie genau die Ausbildung der Organe ganz bestimmten Lebensverhältnissen der Pflanze, der Erfüllung ganz bestimmter Zwecke angepasst (adaptirt) ist. Jede Pflanze hat ihre ganz besonderen Einrichtungen zum Zweck der Uebertragung des Pollens auf die Narbe einer anderen Blüthe; viel Allgemeines lässt sich daher nicht sagen; nur Folgendes sei bemerkt.

Zunächst ist zu beachten, dass die Insecten unwillkürlich und unbewusst die Uebertragung des Pollens bewirken, indem sie den Nectar der Blüthen aufsuchen, der ausschliesslich zu diesem Zwecke gebildet wird; Blüthen, welche von Insecten nicht besucht werden und die Kryptogamen, die ihrer nicht bedürfen, sondern auch keinen Nectar ab. — Die Lage der meist tief unten im Grunde der Blüthe versteckten Nectarien, sowie die Grösse, Form, Stellung und oft auch die Bewegung der Blüthentheile während der Zeit der Bestäubung, sind immer darauf berechnet, dass das Insect, oft ein solches von bestimmter Art, bestimmte Stellungen einnehmen, bestimmte Bewegungen bei dem Aufsuchen des Nectars machen muss, damit an seinen Haaren, seinen Füssen oder am Rüssel die Pollenmassen hängen bleiben, die es dann bei ähnlichen Stellungen in einer anderen Blüthe an den Narben abzustreifen hat. Bei den Dichogamen kommen hierbei noch die Bewegungen der Staubblätter und der Griffel oder Narbenschenkel zu Hilfe; sie finden häufig in der Art statt, dass zu einer gewissen Zeit die geöffneten Antheren dieselbe Stellung in der Blüthe einnehmen, welche die empfängnissfähigen Narben zu einer andern Zeit haben, so dass das Insect mit demselben Körpertheil, bei gleicher Bewegung in der einen Blüthe die geöffneten Antheren, in der anderen Blüthe die offenen Narben trifft. Dasselbe Princip wird auch bei den heterostylen Blüthen verwerthet, insofern bei diesen die Bestäubung dann den günstigsten Erfolg hat, wenn Antheren und Narben, die in den verschiedenen Blüthen gleiche (dauernde) Stellung haben, mit Hilfe der Insecten zusammenwirken. — Ausserdem kommen aber noch die mannichfaltigsten, oft geradezu erstaunlichen Einrichtungen zum Zweck der Pollenübertragung durch Insecten vor. Einige Beispiele mögen nun zu bestimmteren Vorstellungen führen.

1) Die Dichogamen sind entweder protandrische oder protogynische; bei jenen entwickeln sich die Staubblätter zuerst, ihre Antheren öffnen sich zu einer Zeit, wo die Narben noch unentwickelt, noch nicht empfängnissfähig sind; die Narbenflächen öffnen sich erst später, meist erst dann, wenn der Pollen aus den Antheren derselben Blüthe von Insecten fortgetragen ist, sie können alsdann nur noch vom Pollen jüngerer Blüthen bestäubt

werden. So verhalten sich die Geranien und Pelargonien, Epilobien, Malven, die Umbelliferen, Compositen, Campanulaceen, Lobeliaceen, Digitalis u. a. Die Beobachtung der genannten Verhältnisse, zumal auch die der vorhin erwähnten Bewegungen der Staubblätter und Narben sind hier, z. B. bei Geranium, Althaea, so leicht in der Natur zu beobachten, dass eine in's Einzelne gehende Beschreibung kaum nöthig erscheint. — Bei den protogynischen Dichogamen wird die Narbe empfängnissfähig zu einer Zeit, wo die Antheren derselben Blüthe noch nicht reif sind; wenn diese später sich öffnen und den Pollen entlassen, ist die Narbe schon von fremdem Pollen bestäubt oder selbst schon verwelkt und abgefallen (z. B. Parietaria diffusa); der Pollen dieser Blüthe kann also nur noch für jüngere Blüthen verwendet werden; so bei Scrophularia nodosa, Mandragora vernalis, Scopolina atropoides,

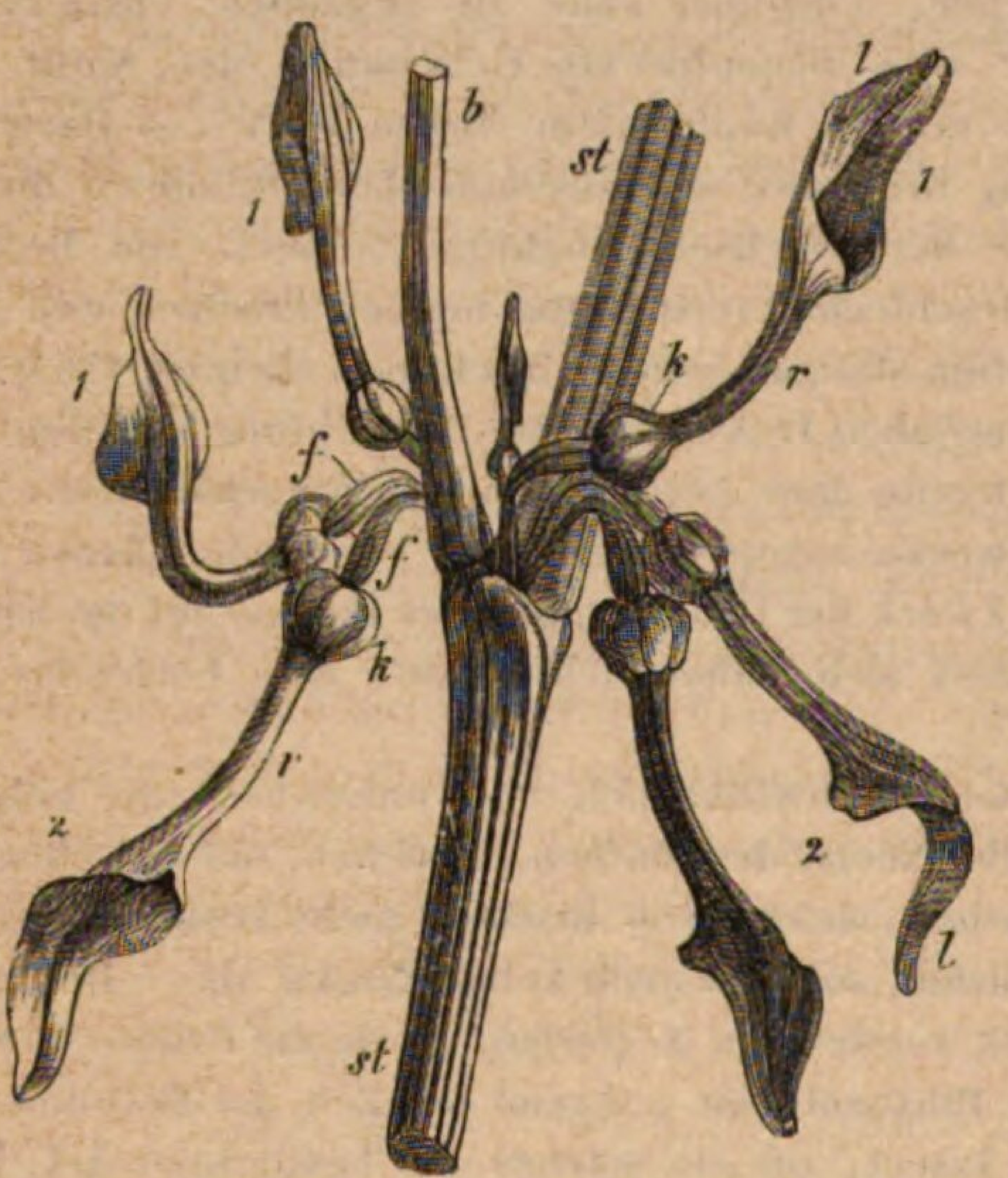


Fig. 350. Aristolochia Clematitis: ein Stammstück *st* mit Blattstiel *b*, in dessen Axel neben einander verschiedenen alte Blüthen stehen; 1 1 junge noch unbefruchtete, 2 2 befruchtete, abwärts gewendete Blüthen; *k* kesselförmige Erweiterung der Blumenröhre *r*; *f* der unterständige Fruchtknoten. (natürliche Grösse).

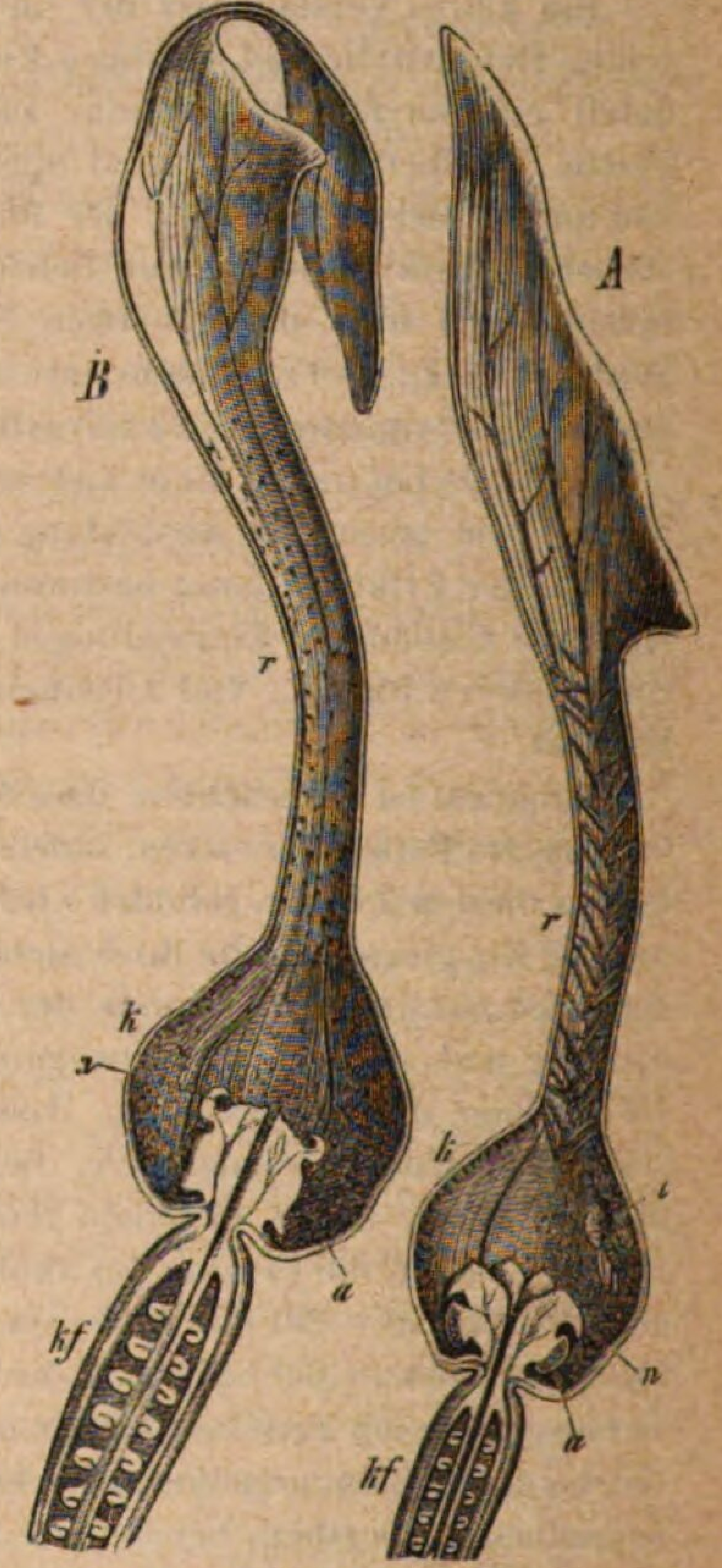


Fig. 351. Aristolochia Clematitis, Blüthe *A* vor und *B* nach der Bestäubung im Längsschnitt, vergrössert. (siehe den Text).

Plantago media, Luzula pilosa, Anthoxanthum odoratum u. a. (nach Hildebrand). Unter den protogynischen Dichogamen ist Aristolochia Clematitis durch besonders auffallende und eigenthümliche Einrichtungen ausgezeichnet.

Figur 351 *A* zeigt eine jüngere Blüthe im Längsschnitt; die Narbenfläche *n* ist soeben im befruchtungsfähigen Zustand, die Antheren aber noch geschlossen; eine kleine Fliege *i*, die auf ihrem Rücken einen Haufen Pollen aus einer älteren Blüthe mitgebracht hat, ist soeben durch den engen Schlund der Blüthe eingedrungen und treibt sich in der kesselförmigen Erweiterung *k* derselben herum; nicht selten findet man 6—10 solcher Fliegen in einer Blüthe; sie sind abgesperrt und können nicht wieder fort, denn der Schlund der Blüthe *r*

ist mit langen, wie in einem Charnier beweglichen Haaren besetzt, welche zwar dem Hereinschlüpfen der Fliege kein Hinderniss bereiten, ihnen aber wie eine Reuse den Ausgang wehren. Während sich nun die Thiere im Kessel herumbewegen, kommt ihr mit Pollen beladener Rücken mit der Narbenfläche in Berührung, diese wird bestäubt, in Folge dessen krümmen sich die Narbenlappen aufwärts, wie in Fig. 351 *B*, *n*. Sobald diess stattgefunden hat, öffnen sich nun auch die bisher geschlossenen Antheren, die zugleich durch die Veränderung der Narben freigelegt und durch die Collabirung der Haare an dem Grunde des nun auch erweiterten Blumenkessels frei zugänglich werden; die Fliegen, welche ihren mitgebrachten Pollen auf der Narbenfläche abgesetzt haben, können nun also zu den geöffneten Antheren hinunterkriechen, wo sich ihnen der Pollen derselben anhängt; um diese Zeit ist aber auch die Schlundröhre *r* der Blüthe nach aussen gangbar geworden; in Folge der Bestäubung der Narbe sind die Reusenhaare in derselben abgestorben und vertrocknet; das mit dem Pollen dieser Blüthe beladene Insect kann nun endlich hinaus, es dringt, trotz der gemachten Erfahrung, wieder in eine jüngere Blüthe ein, um dort den mitgebrachten Pollen an die noch empfängnissfähige Narbe abzugeben. Während der geschilderten Veränderungen im Innern der Blüthe ändert sich aber auch ihre Stellung; so lange in der jüngeren Blüthe die Narbe noch empfängnissfähig ist, ist der Blüthenstiel aufgerichtet, das Perigon auswärts geöffnet (Fig. 350, 1 1), die ankommenden Fliegen finden ein gastlich geöffnetes Thor; sobald sie aber die Bestäubung der Narbe bewirkt haben, krümmt sich der Blüthenstiel an der Basis des Fruchtknotens scharf abwärts, und wenn die wieder mit Pollen beladenen Fliegen aus der Blüthe entflohen sind, so schlägt sich der fahnenförmige Lappen der Corolle über die Mündung des Schlundes (Fig. 351 *B*), den Fliegen, die nun hier nichts mehr zu thun haben, den Eingang wehrend.

2) Blüthen mit gleichzeitig geöffneten Narben und Antheren, bei denen die Selbstbestäubung aber durch die Stellung der Organe und durch mechanische Hindernisse unmöglich gemacht oder erschwert ist. Die Uebertragung des Pollen auf die Narbe ist auch hier gewöhnlich den Insecten anvertraut, meist in der Art, dass eine Narbe nur durch Pollen einer anderen Blüthe bestäubt werden kann, zuweilen (wie bei den Asclepiadeen) ist indessen die Bestäubung durch den Pollen derselben Blüthe neben der Fremdbestäubung nicht ganz ausgeschlossen. Die Einrichtungen sind hier ausserordentlich mannichfaltig und zuweilen so verwickelt, dass ihre Bedeutung nur durch eingehende Untersuchungen erkannt wird. Es gehören in diese Abtheilung z. B. die Irisarten, Crocus, Pedicularis, viele Labiaten, unter denen sich viele Arten von Salvia (z. B. S. pratensis) durch eine ungemein zierliche und sinnreiche Bestäubungsvorrichtung auszeichnen[1]), ferner Melastomaceen, Passifloren, Papilionaceen; zu den interessantesten gehören die Asclepiadeen, bei denen sich diese Verhältnisse aber nur durch zahlreiche Abbildungen und weitläufige Beschreibungen erklären lassen, weshalb ich auf Robert Brown (observations on the organs and mode of fecundation in Orchideae and Asclepiadeae in Transactions of the Linnean society London 1833) und auf Hildebrand in Botanische Zeitung 1867, Nr. 34 verweise. — Leichter in Kürze verständlich zu machen sind die Bestäubungseinrichtungen bei Viola tricolor. Fig. 352 *A* und *B* zeigt hier die Lage und Anordnung der Blüthentheile. Durch die Antheren und den Fruchtknoten, den sie umgeben, wird der von den Blumenblättern umschlossene Blüthengrund vollkommen ausgefüllt, mit Ausschluss des sackförmigen Anhangs (Sporns) des unteren Blumenblattes, in welchem sich der von den Anhängseln der beiden unteren Staubblätter ausgeschiedene Nectar sammelt. Der Eingang zu diesem also hinter den Geschlechtstheilen liegenden Nectarium ist nur durch eine tiefe mit Haaren besetzte Rinne des unteren Blumenblattes möglich; die seitlichen und oberen Blumenblätter neigen sich vor dem von den Antheren umgebenen Fruchtknoten über der Rinne so zusammen, dass der Eingang von dem Narbenkopf *n* (in *B*) ganz ausgefüllt wird; derselbe sitzt auf einem biegsamen Griffel (*gr* in *C*), ist hohl und öffnet sich durch

1) Vergl. Hildebrand in Jahrb. f. wiss. Bot. IV, 1865, p. 1.

ein Loch, welches der haarigen Rinne des unteren Blumenblattes zugekehrt ist; der hintere untere Rand dieser Oeffnung ist mit einem lippenförmigen Anhängsel versehen. Die Antheren öffnen sich von selbst und der Pollen sammelt sich unter und hinter dem Narbenkopf als gelber Staub zwischen den Haaren der genannten Rinne. Ein Insect, welches bereits von einer anderen Blüthe Pollen an seinem Saugrüssel mitbringt, schiebt letzteren, um zum Nectar zu gelangen, unter dem Narbenkopf durch die Rinne in das Nectarium hinter; dabei wird der am Rüssel hängende fremde Pollen an der Lippe des Narbenkopfes abgestreift, er bleibt zugleich an dem klebrigen Narbensaft, der die Höhlung des Narbenkopfes erfüllt, hängen und treibt später seine Schläuche durch den Griffelcanal hinab (Fig. 315 *C* in p. 433). Während nun das Insect den Nectar im Sporn hinten aussaugt, bleibt der in der Rinne hinter dem Narbenkopf liegende Pollen dieser Blüthe an dem Rüssel hängen; wird dieser dann hervorgezogen, so kommt dieser anhängende Pollen mit dem Narbensaft nicht in Berührung, indem die Lippe durch die Bewegung des Rüssels vorgezogen wird und die Oeffnung des Narbenkopfes von hinten und unten deckt. Der aus dieser Blüthe mitgenommene Pollen wird nun in der bereits angegebenen Weise in einer anderen Blüthe beim Einschieben des Rüssels in die Oeffnung des Narbenkopfes abgestreift. Würde das Insect seinen Rüssel wiederholt in das Nectarium derselben Blüthe einschieben, so müsste auch der Pollen derselben in ihre eigene Narbenöffnung kommen, aber die Insecten, wie Hildebrand bemerkt, thun diess (wie auch sonst) gewöhnlich nicht, sondern fahren nur einmal hinter, saugen den Nectar auf und besuchen dann eine andere Blüthe; mit einer spitzen, dünnen Nadel, die man unter dem Narbenkopf in die Rinne hinterschiebt und wieder vorzieht, kann man die Manipulation der Insecten nachahmen und die Narbenhöhle mit Pollen (der Blüthe eigenem oder fremdem) anfüllen. — Die ebenso mannichfaltigen als complicirten und sinnreichen Einrichtungen zur Fremdbestäubung bei den meisten Orchideen sind von Darwin in dem oben genannten Buche ausführlich beschrieben [1]; einer der einfacheren und in seinen Hauptzügen gewöhnlicheren Fälle mag hier an Epipactis latifolia kurz erläutert werden. Zur Zeit der Geschlechtsreife steht die Blüthe vermöge einer Drehung des Blüthenstiels so, dass das eigentlich hintere der sechs Perigonblätter nach vorn und unten hängt; es ist an seinem Basalstück kesselförmig vertieft und so zu einem Behälter für den selbst erzeugten Nectar umgebildet (*B*, *D* bei *l*). Der Geschlechtsapparat ragt schief über dieses Nec-



Fig. 352. Viola tricolor; *A* Längsschnitt der Blüthe in natürl. Gr.; *B* der schon befruchtete und geschwollene Fruchtknoten sammt den Antheren freigelegt; die Filamente sind abgerissen und die Antheren durch den wachsenden Fruchtknoten vorgezogen. *C* der Narbenkopf mit seiner Oeffnung *o* und Lippe *lp*, auf dem Griffel *gr* (vergrössert). — Es bedeutet *l* Kelchblatt, *ls* Anhängsel am Grunde der Kelchblätter, *c* die Blumenblätter, *cs* hohler Sporn des unteren Blumenblattes, als Nectarbehälter; *fs* die Anhängsel der beiden unteren Staubblätter, in den Sporn hinterragend, sie sondern nach Hildebrand den Nectar ab; *a* die Antheren, *n* der Narbenkopf; *v* Vorblätter des Blüthenstiels. — *D* Querdurchschnitt des Fruchtknotens mit den drei Placenten *sp* und den Samenknospen *sk*; *E* Querschnitt einer unreifen Anthere.

1) Man vergl. auch Wolff: Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Orchideenblüthe in Jahrbuch f. wiss. Bot. IV, 1865.

tarium hin; er besteht aus einem säulenartigen Theil *S* (in *C*), der aus den Griffeln und Filamenten verwachsen ist; die Narbe bildet eine mehrlappige, in der Mitte vertiefte und klebrige Scheibe, deren Fläche schief über den Nectariumkessel des Labellums hingeneigt ist. Rechts und links, oben, neben und hinter der Narbe stehen die beiden verkümmerten, drüsigen Staubblätter *x x*; über der Narbe, sie wie ein Dach überragend, liegt die einzige fruchtbare Anthere von bedeutender Grösse, die selbst wieder von ihrem polsterartigen Connectiv (*cn*) überdacht ist. DieSeitenwände der beiden Antherenhälften springen rechts und links der Länge nach auf, so dass die Pollenmassen theilweise frei gelegt werden; die Pollenkörner hängen mittels eines klebrigen Stoffes unter einander zusammen. Mitten vor der Anthere und über der Narbenfläche findet sich das sogenannte Rostellum *h*, ein eigenthümlich metamorphosirter Theil des Narbenkörpers (vergl. *A*); das Gewebe des Rostellum ist in eine klebrige Substanz verwandelt, die nur von einem dünnen Oberhäutchen überzogen ist. — Die Blüthe von Epipactis, sich selbst überlassen, wird nicht befruchtet, die Pollenmassen fallen nicht von selbst aus der Anthere und würden in diesem Falle auch gar nicht an die Narbenfläche kommen; sie müssen von Insecten weggeholt und auf die Narbe anderer Blüthen übertragen werden. Wie diess stattfindet, kann man mit Hilfe einer Bleistiftspitze sich klar machen; führt man eine solche nach dem Grunde des Labellums zielend in die Blüthe unter der Narbenfläche hin ein, drückt man sie dann ein wenig an das Rostellum an und zieht sie in dieser Lage wieder langsam zurück (*D*), so bleibt die klebrige Masse des Rostellum, die Haftscheibe an dem Bleistift kleben, während ihr die Pollenmassen anhaften; diese werden nun bei dem Zurückziehen des Bleistifts aus den beiden Antherenhälften vollkommen herausgezogen, wie *E* und *F* zeigt. Schiebt man nun die Bleistiftspitze sammt den Pollinien wieder in eine andere Blüthe nach dem Grunde des Labellums zielend hinein, so kommen die Pollinien mit dem klebrigen Theile der Narbenfläche nothwendig in Berührung und haften dort fest; zieht man wieder zurück, so bleiben sie, ganz oder theilweise, vom Stift abreissend dort sitzen. Vermöge der Form und Stellung der Blüthentheile wird also ein Insect, welches sich auf dem vorderen Theile des Labellums niederlässt, in den Grund des Nectariums hinabkriechen können, ohne das Rostellum zu streifen, nach Aufsaugung des Nectars herauskriechend, stösst es an dieses an und nimmt die Pollinien mit, kriecht es in eine zweite Blüthe, so kommen diese an die klebrige Narbenfläche und bleiben dort sitzen. — Bei anderen Orchideen sind die Verhältnisse weit verwickelter.



Fig. 353. Epipactis latifolia; *A* Längsschnitt einer Blüthenknospe, *B* ganz offene, frische Blüthe nach Wegnahme der Perigontheile mit Ausnahme des Labellums *l*; *C* der Geschlechtsapparat nach Wegnahme aller Perigontheile von unten und vorn gesehen; *D* wie *B*; eine Bleistiftspitze nach Art eines Insectenrüssels eingeführt; *E* und *F* mit daran hängen gebliebenen Pollinarien. — *fK* Fruchtknoten, *l* Labellum, dessen kesselförmige Vertiefung als Nectarium fungirt, *n* die breite Narbe; *cn* das Connectiv der einen fertilen Anthere; *p* Pollinarien, *h* der Halter, Haftscheibe; *x x* die beiden abortirten seitlichen, drüsig ausgebildeten Staubblätter; *i'* Insertion des abgeschnittenen Labellum; *s* die Griffelsäule (in *C*.

§ 14. **Hybridation** (**Bastardbefruchtung**[1]). In den beiden vorigen Paragraphen wurde nur von der Vereinigung der Sexualzellen derselben

1) J. G. Kölreuter: Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betr. Vers. und Beob. Leipzig 1761, Fortsetzungen dazu 1763, 1764, 1766. — William Herbert:

Pflanze oder zweier systematisch gleichnamiger Pflanzen gesprochen. Die Erfahrung zeigt aber, dass auch systematisch verschiedene Pflanzen sich mit Erfolg sexuell verbinden können; eine solche Verbindung nennt man Hybridation oder Bastardirung, das Product derselben den Bastard; je nachdem sich verschiedene Varietäten einer Species, verschiedene Species einer Gattung, zwei Species verschiedener Gattungen sexuell verbunden haben, kann das daraus hervorgehende hybride Product als Varietätenbastard, Speciesbastard und Gattungsbastard bezeichnet werden.

Von Kryptogamen sind nur wenige Bastarde mit Sicherheit bekannt; Thuret (Ann. des sc. nat. 1855) erhielt hybride Keimpflanzen, als er die Eier von Fucus vesiculosus mit den Spermatozoiden von Fucus serratus vermischte. In einigen anderen Kryptogamenabtheilungen hat man Formen gefunden, aus deren Eigenschaften man auf ihren hybriden Ursprung schliesst; so führt A. Braun (Verjüngung, p. 329) Bastarde an von den Laubmoosen: Physcomitrium pyriforme mit Funaria hygrometrica und Physcomitrium fasciculare mit Funaria hygrometrica, ferner Farnkrautbastarde von Gymnogramme chrysophylla und Gymnogramme calomelaena, Gymnogramme chrysophylla mit Gymnogramme distans, von Aspidium filix mas mit Aspidium spinulosum.

Für wissenschaftliche Betrachtungen über die Hybridation, die zugleich das Wesen der Sexualität überhaupt deutlicher erkennen lässt, sind indessen vorzugsweise die durch künstliche Uebertragung des *Pollens* gewonnenen Bastarde der Phanerogamen werthvoll. Nägeli [1]) hat die Resultate von vielen Tausenden von Bastardirungen zusammengestellt, welche von Kölreuter schon im vorigen Jahrhundert, später von Knight, Gärtner, Herbert, Wichura und anderen Beobachtern ausgeführt worden sind; dieser kritisch gesichteten Zusammenstellung Nägeli's entnehme ich vorzugsweise die hier folgenden Angaben.

1) Nur solche Pflanzenformen, die systematisch nahe verwandt sind, können mit einander Bastarde bilden; am leichtesten und vollständigsten schlägt die Bastardbefruchtung gewöhnlich an zwischen verschiedenen Varietäten derselben Species; schwieriger, wenn auch in sehr vielen Fällen möglich, ist die Erzeugung von Bastarden zwischen zwei verschiedenen Species derselben Gattung; nur wenige Fälle sind von Bastarden solcher Species bekannt, welche in verschiedene Gattungen gestellt werden, und es ist wahrscheinlich, dass solche Species, deren eine die andere mit Erfolg befruchtet, in dieselbe Gattung zusammenzustellen sind. — Die Fähigkeit der Species Bastarde zu bilden, ist übrigens bei verschiedenen Ordnungen, Familien und Gattungen der Angiospermen in sehr verschiedenem Grade vorhanden; der Bastardirung günstig sind im Allgemeinen die Liliaceen, Irideen, Nyctagineen, Lobeliaceen, Solanaceen, Scrophularineen, Gesneriaceen, Primulaceen, Ericaceen, Ranunculaceen, Passifloreen, Cacteen, Caryophylleen, Malvaceen, Geraniaceen, Oenothereen, Rosaceen, Salices. Die hybride Berfruchtung der Arten gelang gar nicht oder nur ausnahmsweise bei den Gramineen,

Amaryllidaceae preceded by etc. and followd by a treatise of crossbred vegetables (London 1837. 8). — Gärtner: Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreiche (Stuttgart 1849). — Wichura: Die Bastardbefruchtung im Pflanzenreich, erläutert an den Bastarden der Weiden (mit zwei Tafeln in Naturselbstdruck; Breslau 1865).

1) Nägeli: Sitzungsber. der k. bayer. Akad. der Wiss. in München 1865, 15 Decbr. u. 1866, 13. Jan.

Urticaceen, Labiaten, Convolvulaceen, Polemoniaceen, Ribesiaceen, Papaveraceen, Cruciferen, Hypericineen, Papilionaceen. — Auch die Gattungen derselben Ordnung oder Familie verhalten sich verschieden. Unter den Caryophylleen lassen sich die Arten von Dianthus leicht, diejenigen von Silene schwer bastardiren; unter den Solanaceen sind die Arten von Nicotiana und von Datura zu hybrider Befruchtung geneigt, nicht aber diejenigen von Solanum, Physalis, Nycandra; unter den Scrophularineen die Arten von Verbascum, Digitalis, nicht aber Pentastemon, Linaria, Antirrhinum, unter den Rosaceen die Arten von Geum, nicht aber Potentilla.

Hybridation zwischen verschiedenen Gattungen wurde beobachtet zwischen Lychnis und Silene, Rhododendron und Azalea, Rhododendron und Rhodora, Azalea und Rhodora, Rhododendron und Kalmia, Rhododendron und Menziesia, Aegilops und Triticum; Echinocactus, Cereus und Phyllocactus; wozu noch einige wildwachsende wahrscheinlich als Gattungsbastarde zu deutende Formen kommen.

2) Ausser der nahen systematischen Verwandtschaft entscheidet über die Möglichkeit der Bildung von Bastarden noch ein bestimmtes Verhältniss der betreffenden Pflanzen zu einander, welches sich nur durch den Erfolg der Bastardbefruchtung ausspricht und mit Nägeli als **sexuelle Affinität** bezeichnet werden kann. Die sexuelle Affinität geht mit der äusseren Aehnlichkeit der Pflanzen nicht immer parallel; so ist es z. B. noch nicht gelungen, Bastarde von Apfel- und Birnbaum, von Anagallis arvensis und coerulea, von Primula officinalis und elatior, von Nigella damascena und sativa und anderen systematisch sehr ähnlichen Species derselben Gattung zu erzielen, während in anderen Fällen sehr unähnliche Formen sich vereinigen, so z. B. Aegilops ovata mit Triticum vulgare, Lychnis diurna mit Lychnis flos cuculi, Cereus speciosissimus und Phyllocactus Phyllanthus, Pfirsich und Mandel. In noch auffallenderer Weise wird die Verschiedenheit der sexuellen Affinität und systematischen Verwandtschaft dadurch bewiesen, dass zuweilen die Varietäten derselben Species unter sich ganz oder theilweise unfruchtbar sind, z. B. Silene inflata var. alpina mit var. angustifolia; var. latifolia mit var. litoralis u. a.

3) Wenn eine sexuelle Vereinigung zweier Species *A* und *B* möglich ist, so kann gewöhnlich *A* mit dem Pollen von *B* und ebenso *B* mit dem Pollen von *A* Bastarde liefern (reciproke Hybridation); es giebt aber auch Fälle, wo die Species *A* nur als Vater, die Species *B* nur als Mutter möglich ist, indem die Bestäubung von *A* mit dem Pollen von *B* erfolglos bleibt. So fand Thuret, dass, wie schon erwähnt, Fucus vesiculosus mit den Spermatozoiden von Fucus serratus Bastarde liefert, während die Vermischung der Eier von Fucus serratus mit den Spermatozoiden von Fucus vesiculosus erfolglos bleibt; nach Gärtner ist Nicotiana paniculata mit dem Pollen von Nicotiana Langsdorfii zur Bildung hybrider Samen sehr geneigt, während Nicotiana Langsdorfii mit dem Pollen von Nicotiana paniculata keine Samen bildet. Kölreuter konnte von Mirabilis Jalappa mit dem Pollen von Mirabilis longiflora leicht Samen gewinnen, aber mehr als 200 Bestäubungen von Mirabilis longiflora durch Mirabilis Jalappa während acht Jahren blieben erfolglos.

4) **Die sexuelle Affinität** bietet die verschiedensten Abstufungen dar; das eine Extrem liegt in der völligen Erfolglosigkeit der Bestäubung mit Pollen einer anderen Varietät oder Species, derart, dass nicht einmal die Pollenschläuche in die Narbe eindringen und die bestäubte Blüthe sich wie eine nicht

bestäubte verhält; das andere Extrem zeigt sich in der Bildung von zahlreichen Bastarden, welche sich nicht nur kräftig entwickeln, sondern auch geschlechtlich fortpflanzen. Zwischen beiden Extremen kommen die mannichfaltigsten Abstufungen und Uebergänge vor. Die geringsten Grade der Einwirkung andersartigen Pollens liegen darin, dass nur an den Blüthentheilen der Mutterpflanze selbst verschiedene Veränderungen stattfinden, indem der Fruchtknoten, oder dieser und die Samenknospen wachsen, ohne dass ein Embryo gebildet wird; ein höherer Grad der Wirkung macht sich in der Bildung reifer, normaler Früchte mit embryohaltigen Samen bemerklich, die Embryone sind aber nicht keimungsfähig; eine Steigerung tritt dann ferner bezüglich der Anzahl reifer entwickelungsfähiger Embryonen in dem bestäubten Fruchtknoten ein. (Vergl. Hildebrand: Bastardirungsversuche an Orchideen in Bot. Zeitung 1865, Nr. 31).

5) Wenn gleichzeitig verschiedene Arten von Blüthenstaub auf dieselbe Narbe übertragen werden, so wirkt nur eine Pollenart befruchtend, es ist diejenige, der man die grösste sexuelle Affinität zuschreiben darf. Da nun im Allgemeinen der Pollen auf die Befruchtung einer anderen Blüthe derselben Species am günstigsten einwirkt, da mit anderen Worten die sexuelle Affinität zwischen den Blüthen oder Individuen derselben Species ein Maximum erreicht (vergl. § 13), so wirkt bei gleichzeitiger Bestäubung der Narbe mit Pollen derselben und dem einer anderen Species nur ersterer befruchtend; da andererseits die Bastardirung zwischen Varietäten zuweilen günstiger wirkt, als die Befruchtung einer Varietät mit sich selbst, so kann in diesem Falle der andersartige Pollen den eigenartigen von der Befruchtung ausschliessen. — Kommen verschiedene Arten von Pollen ungleichzeitig auf eine Narbe und ist der später hinzutretende von grösserer sexueller Affinität, so kann er nur dann noch befruchtend wirken, wenn der zuerst eingedrungene noch nicht befruchtend oder störend eingewirkt hat; Bastardbefruchtung kann bei Nicotiana schon nach zwei Stunden, bei Malva und Hibiscus schon nach drei Stunden, bei Dianthus nach fünf bis sechs Stunden nicht mehr durch den eigenen Pollen verhindert werden.

6) Der Bastard steht seinen systematischen Merkmalen nach zwischen den verschiedenen elterlichen Formen; meist hält er ziemlich die Mitte, seltener ist er einer der beiden Stammformen ähnlicher als der anderen, was bei den Varietätbastarden auffallender vortritt, als bei den Artbastarden; daraus folgt, dass bei reciproken Bastarden der Arten *A* und *B*, der Bastard *AB* dem Bastard *BA* im Allgemeinen äusserlich gleich ist, doch können beide innerlich gewisse Verschiedenheiten zeigen; so ist nach Gärtner der Bastard Nicotiana paniculato-rustica fruchtbarer als der reciproke Bastard Nicotiana rustico-paniculata [1]; eine innere Verschiedenheit reciproker Bastarde spricht sich auch darin aus, dass der eine variabler ist als der andere; so ist nach Gärtner die Nachkommenschaft von Digitalis purpureo-lutea variabler als diejenige von D. luteo-purpurea, diejenige von Dianthus pulchello-arenarius variabler als die von D. arenario-pulchellus.

Wenn zwei Arten *A* und *B* Bastarde bilden und die eine Art *A* übt auf die Form und Eigenschaften des Bastardes einen grösseren Einfluss als die andere Art *B*, so muss der Bastard bei seiner und seiner Nachkommen Befruchtung durch *A*

1) Bei dieser Bezeichnungsweise steht der Name des Vaters vorn, Nic. rustico-paniculata ist also durch den Pollen von N. rustica in der Mutterpflanze N. paniculata erzeugt.

rascher in die Stammform *A* übergeführt werden, als er durch die Befruchtung mit *B* in die Stammform *B* übergeht; so wurde nach Gärtner der Bastard von Dianthus chinensis und Dianthus caryophyllus bei wiederholter Befruchtung durch letzteren nach 3—4 Generationen in D. caryophyllus übergeführt, während die Befruchtung mit Dianthus chinensis erst nach fünf bis sechs Generationen Nachkommen von der Form des Dianthus chinensis lieferte.

7) Die Merkmale der Stammformen werden in der Regel so auf den Bastard übertragen, dass in jedem Merkmal sich der Einfluss beider Eltern kundgiebt, es findet eine gegenseitige Durchdringung (Fusion) der verschiedenen Merkmale statt; bei den Speciesbastarden ist diess entschiedener als bei den Varietätbastarden ausgesprochen; bei letzteren treten zuweilen gewisse unwesentliche Merkmale der Eltern getrennt neben einander auf, statt einer entsprechenden Mischfarbe der Blüthen z. B. verschiedenfarbige Streifen und Flecken; ein Bastard, den Sageret aus Cucumis Chate (weiblich) mit Cucumis Melo Cantalupus (der eine netzförmige Schale besass) erzog, zeigte gelbes Fruchtfleisch, netzförmige Zeichnung der Schale, ziemlich starke Rippen wie der Vater, weissen Samen und sauren Geschmack wie die Mutter; ein anderer Bastard dieser beiden Arten hatte dagegen den süssen Geschmack und das gelbliche Fruchtfleisch des Vaters, die weissen Samen und die glatte Fruchtschale der Mutter. In diese Kategorie gehört auch der Bastard von Cytisus Laburnum mit Cytisus purpureus, dessen Zweige bald der einen, bald der anderen Stammform ganz oder theilweise gleichen. Ich fand ein sehr wahrscheinlich hybrides Antirrhinum majus, dessen Blüthenstand auf der einen Seite der Spindel nur einförmig dunkelrothe, auf der anderen nur gelbe Blüthen trug; zwischen beiden Hälften der Inflorescenz stand eine Blüthe, die halb roth und halb gelb gefärbt war.

8) Neben den ererbten Eigenschaften besitzt der Bastard gewöhnlich noch neue Merkmale, durch die er sich von beiden Stammformen unterscheidet; eine neue Eigenschaft des Bastards, zumal des Varietätbastards, ist z. B. die Neigung stärker zu variiren, als es die Stammformen thun; die Speciesbastarde sind in ihrer Sexualität meist geschwächt, die von nahe verwandten Species sind dabei in ihrem Wuchs oft kräftiger als die beiden Stammformen, während die Bastarde entfernterer Arten sich kümmerlicher entwickeln. Das luxurirende Wachsthum von Bastarden nahe verwandter Arten spricht sich in der Bildung zahlreicherer und grösserer Blätter, höherer und kräftigerer Stengel, reicherer Bewurzelung, zahlreicherer Sprosse (Stolonen, Ableger) u. s. w. aus. Die Bastarde haben auch die Neigung eine längere Lebensdauer anzunehmen, aus ein- und zweijährigen Eltern entstehen mehr- und vieljährige Bastarde, dies wahrscheinlich aber infolge der meist geringeren Samenbildung; ausserdem zeichnen sich die Bastarde dadurch aus, dass sie früher zu blühen anfangen, dass sie es länger und reichlicher thun als die Stammformen; zuweilen bilden sie ausserordentliche Mengen von Blüthen, welche zudem grösser, auch wohlriechender, intensiver gefärbt und von längerer Dauer sind; die Blüthen der Bastarde haben eine Neigung sich zu füllen, ihre Geschlechtsblätter zu vermehren und sie corollinisch auszubilden. — Neben diesem luxurirenden Wuchs ist die Sexualität meist geschwächt und zwar in den verschiedensten Abstufungen: »Die Staubgefässe sind bei den einen äusserlich zwar vollkommen ausgebildet, aber ganz oder theilweise unfruchtbar, indem die Pollenkörner nicht die gehörige Ausbildung erreichen; bei anderen sind die ganzen Staubgefässe ver-

kümmert und auf kleine Rudimente reducirt. — Die Stempel (Carpelle, Gynaeceum) der Bastarde lassen sich in den meisten Fällen äusserlich von denen der elterlichen Arten nicht unterscheiden, aber ihre Ocula haben keine oder nur geringe Conceptionsfähigkeit; es werden keine Keimbläschen gebildet, oder der Embryo, der aus den Keimbläschen sich zu entwickeln beginnt, stirbt früher oder später ab. Im günstigsten Falle, wenn keimfähige Samen gebildet werden, so sind sie in geringerer Menge vorhanden und sie bekunden in der langsamen Keimung und in der kürzeren Dauer der Keimfähigkeit eine gewisse Schwäche« (Nägeli). Die Schwächung der Sexualität ist bei manchen Varietätbastarden kaum bemerklich, bei anderen gering, sie steigert sich im Allgemeinen um so mehr, je entfernter die systematische Verwandtschaft und sexuelle Affinität der Eltern ist. Wenn die Artbastarde durch Selbstbestäubung Samen zu bilden vermögen, so vermindert sich bei fortgesetzter Selbstbestäubung die Fruchtbarkeit meist von Generation zu Generation, eine Erscheinung, die vielleicht weniger auf der sexuellen Schwäche der Bastarde, als vielmehr auf dem Umstande beruht, dass man wahrscheinlich die Blüthen der Bastarde oft mit sich selbst, statt mit anderen Blüthen oder mit anderen Individuen gleicher Bastarde befruchtet hat. — Im Allgemeinen kann nach Nägeli die Regel gelten, dass die männlichen Organe der Speciesbastarde in höherem Grade geschwächt sind als die weiblichen, doch giebt es Ausnahmen.

9) »Im Allgemeinen variiren die Bastarde in der ersten Generation um so weniger, je weiter die elterlichen Formen in der Verwandtschaft von einander entfernt sind, also die Artbastarde weniger als die Varietätbastarde; jene zeichnen sich oft durch eine grosse Einförmigkeit, diese durch eine grosse Vielförmigkeit aus. Wenn die Bastarde sich selbst befruchten, so vermehrt sich die Variabilität in der zweiten und den folgenden Generationen um so mehr, je vollständiger sie in der ersten mangelte; und zwar treten um so sicherer, je weiter die Stammformen auseinander liegen, drei verschiedene Varietäten auf, eine, die dem ursprünglichen Typus entspricht, und zwei andere, die den Stammformen ähnlicher sind. Diese Varietäten haben aber, wenigstens in den nächsten Generationen, wenig Constanz, sie verwandeln sich leicht ineinander; ein wirkliches Zurückschlagen zu einer der beiden Stammformen (bei reiner Inzucht), findet vorzüglich dann statt, wenn die Stammformen sehr nahe verwandt sind, also bei den Bastarden der Varietäten und der varietätähnlichen Arten. Wenn es bei anderen Speciesbastarden vorkommt, so scheint es auf diejenigen Fälle beschränkt zu sein, wo eine Art einen überwiegenden Einfluss bei der hybriden Befruchtung ausgeübt hat«. (Nägeli).

10) Wird ein Bastard mit einer seiner Stammformen, oder mit einer anderen Stammform, oder mit einem Bastarde anderer Abstammung sexuell vereinigt, so entsteht ein abgeleiteter Bastard der seinerseits wieder mit einer der Stammformen oder mit Bastarden anderer Abstammung vereinigt werden kann. Findet die Vereinigung eines Bastards mit einer seiner Stammformen statt und wird der so erhaltene abgeleitete Bastard wieder mit derselben Stammform vereinigt und diess durch mehrere Generationen fortgesetzt, so nehmen die abgeleiteten Nachkommen immermehr von den Eigenschaften der einen Stammform in sich auf und werden dieser endlich vollkommen gleich, der abgeleitete Bastard kehrt in die zur Ableitung benutzte Stammform zurück; je nachdem die eine oder die andere der beiden Stammformen zur Ableitung benutzt wird, sind

mehr oder minder viele Generationen nöthig, damit der abgeleitete Bastard der einen Stammform gleich werde; aus diesem Verhalten hat Nägeli numerische Ausdrücke (Erbschaftsformeln) abgeleitet, welche in Zahlen angeben, wie gross der Einfluss einer Art bezüglich der Vererbung der Eigenschaften bei der Bastardirung ist. In dem Maasse, wie der abgeleitete Bastard sich der einen Stammform nähert, nimmt seine Bastardnatur mehr und mehr ab und zumal steigert sich seine Fruchtbarkeit.

Wird ein Bastard mit einer neuen Stammform oder mit einem Bastarde anderer Art sexuell vereinigt, so entsteht ein abgeleiteter Bastard, in welchem drei, vier oder mehr Species (oder Varietäten) verschmolzen sind; Wichura hat selbst sechs verschiedene Weidenarten zu einem abgeleiteten Bastarde vereinigt. Derartige Bastarde, die man wohl besser als combinirte Bastarde bezeichnen könnte, folgen bezüglich ihrer Form und ihres sonstigen Verhaltens im Allgemeinen den Regeln, welche für die einfachen Bastarde angegeben wurden; die combinirten Bastarde werden um so steriler, je mehr verschiedene Stammformen in ihnen vereinigt sind, auch sind sie gewöhnlich sehr variabel; Wichura zeigte aus seinen und aus Gärtner's Beobachtungen, dass die Zeugungsproducte des hybriden Pollens variabler (vielgestaltiger) als die des Pollens echter Arten sind.

Die Erfolge der Hybridation sind für die Theorie der Sexualität desshalb wichtig, weil eine Grenze, ein wesentlicher Unterschied zwischen der Befruchtung reiner Arten oder Varietäten mit sich selbst und mit anderen Arten oder Varietäten nicht besteht, und weil im letzteren Falle, also bei der Hybridation manche Eigenthümlichkeiten der sexuellen Differenzirung und Vereinigung deutlicher hervortreten. Die beiden Extreme bezüglich der Möglichkeit einer fruchtbaren Vereinigung von Sexualzellen liegen weit auseinander, sind aber durch zahlreiche und verschiedenartige Uebergänge und Mittelbildungen verbunden; das eine Extrem fanden wir bei der Gattung Rhynchonema und bei manchen Saprolegnieen, wo die sexuelle Vereinigung zwischen Schwesterzellen mit Erfolg und regelmässig stattfindet, das andere Extrem bieten die Gattungsbastarde, wo die sich vereinigenden Sexualzellen sehr verschiedenen Pflanzenformen angehören, deren Abstammung von einer gemeinsamen Urform einer weit zurückliegenden Vergangenheit angehört. Die grosse Mehrzahl der Vorkommnisse im Pflanzenreich zeigt aber, dass die sexuelle Vereinigung meist dann den besten Erfolg hat, wenn die Sexualzellen weder in einer zu nahen, noch in einer zu entfernten Verwandtschaft zu einander stehen; die Selbstbefruchtung wird in den allermeisten Fällen eben so sorgfältig vermieden, wie die Bastardirung verschiedener Arten oder Gattungen. Die Erscheinungen lassen sich in den Satz zusammenfassen, dass wahrscheinlich die ursprüngliche Form der sexuellen Differenzirung in der gleichzeitigen Bildung männlicher und weiblicher Organe dicht neben einander auf derselben Pflanze besteht, dass aber die sexuelle Vereinigung wirksamer und für die Erhaltung des Pflanzenlebens günstiger ist, wenn nicht die dicht beisammen entstandenen Sexualzellen sich vereinigen, sondern solche von verschiedener Abstammung, wobei aber ein gewisses mittleres Maass der Verschiedenheit der Abstammung als das günstigste sich herausstellt; dieses mittlere Maass der Verschiedenheit der Abstammung mit dem Maximum der sexuellen Leistung ist gegeben, wenn die Sexualzellen von verschiedenen Individuen (Stöcken) einer und derselben Pflanzenspecies abstammen. Die im vorigen Paragraph betrachteten Organisationsverhältnisse, welche sich in der Polygamie, Diclinie, Dichogamie, Heterostylie, der Impotenz des Pollens auf der Narbe derselben Blüthe (Corydalis, Oncidium), in der mechanischen Unmöglichkeit der Selbstbestäubung (viele Orchideen, Aristolochia Clematitis u. a.) aussprechen, sind verschiedene Mittel und Wege, die Bastardirung der Individuen von morphologisch (systematisch) gleicher Art zu begünstigen oder allein möglich zu machen.

Fünftes Kapitel.

Die Entstehung der Pflanzenformen.

§ 15. Entstehung der Varietäten. Die Eigenschaften der Pflanzen gehen auf ihre Nachkommen über, sie werden vererbt; neben den angeerbten Eigenschaften können an einzelnen oder vielen Nachkommen einer Pflanze aber auch neue Merkmale auftreten, welche an den Vorfahren noch nicht zu bemerken waren; so erhielt z. B. Descemet 1803 bei einer Aussaat der Samen von Robinia Pseudo-Acacia [1]) ein Exemplar, dem die Stacheln fehlten; Duchesne 1761 bei einer Aussaat von Fragaria vesca [2]) ein Exemplar, dessen Blätter nicht gedreit, sondern einfach sind; unter den Sämlingen von Datura Tatula fand Godron einen mit völlig glatter Kapsel, während sie bei dieser Art sonst stachelig ist [3]).

Die neuen an einzelnen Nachkommen auftretenden Eigenschaften sind oft nur individuell, d. h. sie werden nicht auf die ferneren Nachkommen vererbt; so liefern z. B. die Samen der stachellosen Robinie wieder stachelige Pflanzen, die also nicht der Mutter- sondern der Urmutterpflanze gleichen; in anderen Fällen ist dagegen die neue Eigenschaft erblich und zwar gewöhnlich anfangs nur theilweise, indem sie nur an einzelnen oder vielen Nachkommen der neuen Form auftritt, während die anderen zur Stammform zurückschlagen, wie bei der einblätterigen Erdbeere Duchesne's.

Wenn eine neue Eigenschaft wiederholt auf neue Generationen von Nachkommen vererbt wird, so nimmt die Zahl der zur Urform zurückkehrenden Exemplare oft von Generation zu Generation ab, die Erblichkeit der neuen Eigenschaften steigert sich, sie werden nach und nach constanter, oder selbst gerade so constant, wie die Eigenschaften der Stammform. Die befestigte neue Pflanzenform ist eine Varietät.

Eine und dieselbe Stammform kann gleichzeitig oder nach und nach mehrere oder zahlreiche, zuweilen viele Hunderte von Varietäten erzeugen, was besonders bei cultivirten Pflanzen vielfach geschieht; die an Farbe, Form und Grösse der Blüthen und im Wuchs verschiedenen überaus zahlreichen Varietäten von Dahlia variabilis sind seit dem Jahre 1802 in den Gärten aus der einfachen, gelb blühenden Stammform entstanden; die mannichfaltigen, zumal durch ihre Blüthenfärbung verschiedenen Varietäten des Gartenstiefmütterchens sind seit 1687 durch die Cultur aus der kleinblüthigen, meist einfach gefärbten Viola tricolor unserer Felder hervorgegangen [4]). Noch viel mannichfaltiger sind die Varietäten von Cucurbita pepo nicht nur bezüglich ihrer Fruchtformen, sondern auch in allen übrigen Merkmalen, ähnlich ist es bei Brassica oleracea (Kohl) und vielen anderen Culturpflanzen der verschiedensten Art.

Manche Pflanzenformen sind zur Variation sehr geneigt; unter den wildwachsenden z. B. die strauchigen Rubusformen, die Rosen und Hieracien; andere

1) Vergl. Chevreul in Ann. des sc. nat. 1846. VI, 157.

2) Ausführlich in Usteri's Annalen der Botanik, Bd. V, 40.

3) Bei Naudin in Comptes rendus, 1867, Bd. 64, p. 929.

4) Darwin: Das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustand der Domestication, übers. von Carus (Stuttgart 1868) I, p. 469 u. 471.

zeichnen sich durch grosse Constanz ihrer sämmtlichen Merkmale aus, so z. B. der Roggen, der trotz langer Cultur noch keine erheblichen Varietäten geliefert hat, während der ihm nahe verwandte Weizen (zumal Triticum vulgare, amyleum und Spelta) zahlreiche alte Varietäten hat und deren immer noch neue liefert.

Die allermeisten erblichen Varietäten entstehen bei der normalen Fortpflanzung; bei den Phanerogamen derart, dass die neuen Eigenschaften plötzlich an einzelnen Sämlingen auftreten, die sich dadurch von der Mutterpflanze unterscheiden. Es kommt aber auch vor, dass einzelne Knospen sich anders entwickeln, als die übrigen Sprosse desselben Stockes; es sind hierbei zwei verschiedene Fälle sorgfältig zu unterscheiden, da sie eine ganz verschiedene Bedeutung haben; in dem einen Falle nämlich sind die abweichenden Sprosse eines Stockes, der selbst einer Varietät angehört, der Stammform gleich, sie schlagen also in die alte Form zurück, und man hat es demnach nicht mit Erzeugung einer neuen Form, sondern mit der Zerstörung einer solchen zu thun; im Münchener botanischen Garten steht z. B. eine Buche mit zerschlitzten Blättern (die also einer Varietät angehört), an welcher ein Ast gewöhnliche, ungetheilte, ganzrandige Blätter trägt, der also in die Stammform zurückschlägt. — Im anderen Falle dagegen treten an einzelnen Sprossen eines Stockes wirklich neue, vorher noch nicht dagewesene Eigenschaften auf; so findet man zuweilen einzelne Sprosse mit alternirend dreigliederigen Blattquirlen bei Myrtus communis; solche abnorme Sprosse erzeugen aber aus ihren Blattaxeln, wie ich fand, wieder die gewöhnlichen Zweige mit decussirten Blättern; Knight (Darwin l. c. p. 479) beobachtete an einer Kirsche (May-Duke) einen Zweig, dessen Früchte länglich waren und immer später reiften; von der gemeinen Moosrose ist es nach Darwin (l. c. 485) wahrscheinlich, dass sie durch »Knospenvariation« aus einer Centifolie entstand; die gestreifte Moosrose erschien 1788 als Schössling an der gemeinen rothen Moosrose; nach Rivers ergeben die Samen der einfachen rothen Moosrose fast stets wieder Moosrosen.

Von der Variation sind die blossen Ernährungszustände der Pflanzen und solche Veränderungen zu unterscheiden, die unmittelbar durch äussere Einflüsse hervorgebracht werden. Reichlich oder kümmerlich ernährte Exemplare derselben Pflanzenform unterscheiden sich oft auffallend in der Grösse und Zahl der Blätter, Sprosse, Blüthen, Früchte; tiefer Schatten bewirkt bei Pflanzen, die sonst im Sonnenlicht wachsen, oft die auffallendsten Habitusveränderungen; aber diese Veränderungen werden nicht erblich; die Nachkommen solcher Individuen nehmen bei normaler Ernährung und Beleuchtung die früheren Eigenschaften wieder an.

Diejenigen Eigenschaften dagegen, welche im Stande sind erblich zu werden, Varietäten zu begründen, treten unabhängig von der unmittelbaren Einwirkung des Bodens, Standorts, Klimas und überhaupt äusserer Einflüsse auf; sie kommen scheinbar ohne alle Ursache zum Vorschein; man muss daher annehmen, dass entweder ganz unmerkliche äussere Anstösse den an sich ohnehin höchst complicirten Entwickelungsprocess erst unmerklich ablenken, und dass sich diese Aberration nach und nach steigert, bis sie bemerklich wird, oder aber man kann sich vorstellen, dass die Vorgänge im Innern der Pflanze selbst derart auf einander einwirken, dass eher oder später eine Veränderung auch äusserlich hervortritt.

Die Thatsache, dass wildwachsende Pflanzen, wenn sie in Cultur genommen werden, gewöhnlich erbliche Varietäten zu bilden beginnen, zeigt, dass die Veränderung der äusseren Lebensbedingungen den herkömmlichen Entwickelungsprocess gewissermaassen erschüttert, sie zeigt aber nicht, dass etwa bestimmte äussere Einflüsse bestimmte ihnen entsprechende und erbliche Varietäten produciren, denn unter denselben Culturbedingungen entstehen aus derselben Stammform gleichzeitig oder nach und nach die verschiedensten Varietäten, und so ist es auch im Freien bei den wildwachsenden Pflanzen; auf demselben Standort unter ganz gleichen Lebensbedingungen kommt oft die Stammform neben ihren verschiedenen Varietäten vor und oft findet man eine und dieselbe Varietät an den verschiedensten Localitäten [1]. — Ebendarum, weil die Varietäten in so hohem Grade von äusseren Einflüssen unabhängig sind, werden sie erblich; eine durch Feuchtigkeit oder Schatten u. s. w. verursachte Veränderung einer Pflanze wird eben desshalb nicht erblich, weil ihre Nachkommen unter anderen Lebensbedingungen sofort wieder andere vergängliche Eigenschaften annehmen. Dass die erblichen Eigenschaften, oder solche die es werden können, nicht von äusseren elementaren Einflüssen hervorgerufen werden, folgt am bestimmtesten daraus, dass Samen aus derselben Frucht verschiedene Varietäten oder eine Varietät neben der erblichen Stammform liefern.

Wenn nun auch die Entstehung und Form der Varietäten von den unmittelbaren äusseren Einflüssen nicht bewirkt wird, so kann doch die fernere Existenz einer Varietät von den letzteren bestimmt werden; ist eine Varietät entstanden, so frägt es sich, ob sie auf trockenem oder feuchtem Boden, auf sonnigen oder schattigen Stellen u. s. w. gedeihen wird, ob sie sich dort fortpflanzen kann, oder ob sie daselbst zu Grunde geht. Man kommt so zu dem Schluss, dass die erblichen Varietäten unabhängig von directen äusseren Einflüssen entstehen, dass aber die Möglichkeit ihrer ferneren Existenz von den äusseren Einflüssen abhängt; eine auf einem bestimmten Standort allein vorkommende Varietät ist nicht von den Einwirkungen des Standorts erzeugt, sondern dieser bietet ihr nur die specifisch für sie nöthigen Lebensbedingungen.

Es wurde schon im vorigen Paragraph darauf hingewiesen, dass die Bastarde im Allgemeinen zur Bildung von Varietäten geneigt sind; indem sich im Bastard zweierlei erbliche Naturen vereinigen, wird der Anstoss zur Bildung neuer Eigenschaften gegeben, die ebenfalls mehr oder minder erblich sein können. Für die Pflanzenzüchter ist die Bastardirung daher einer der wichtigsten Hebel, die Constanz ererbter Eigenschaften zu erschüttern und aus zwei discreten erblichen Formen zahlreiche Varietäten zu erzeugen [2]. Aber auch die gewöhnliche sexuelle Vereinigung zweier Individuen einer Species, wie sie bei den Diöcisten, Dichogamen, Heterostylen und anderen Pflanzen vorkommt, kann als eine Art der Bastardirung betrachtet werden; auch hier sind die zusammenwirkenden Individuen ohne Zweifel verschieden, denn sonst würde ihre Kreuzung nicht erfolgreicher sein, als die

1) Weitere Ausführungen über dieses sehr wichtige Thema bei Nägeli in Sitzungsber. d. k. bayer. Akad. der Wiss. 1865, 15. Dec.

2) Vergl. auch Naudin in Comptes rendus des seances de l'Acad. des sc. 1864. T. 59. p. 837.

Selbstbefruchtung; auch in diesen Fällen treffen also im Nachkommen zweierlei, wenn auch wenig verschiedene Naturen zusammen, und wenn in dem Bastard verschiedener Pflanzenformen eine starke Neigung zur Variation auftritt, so wird die Befruchtung zweier verschiedener Exemplare einer und derselben Pflanzenform wenigstens eine schwache Neigung zur Variation hervorrufen können. Es ist daher wahrscheinlich, dass in der sexuellen Vereinigung verschiedener Individuen, die in der Natur überall auch bei Hermaphroditen angestrebt wird, eine beständig wirkende Ursache zum Variiren der Pflanzen gegeben ist; es ist diess aber jedenfalls nicht die einzige Ursache des Variirens, wie schon die Thatsache der »Knospenvariation« zeigt und wie aus der Erwägung hervorgeht, dass ja die Verschiedenheit der Individuen, die ein variables Product erzeugen, selbst schon auf schwacher Variation beruht.

Zahlreiche Thatsachen und Gründe sprechen dafür, dass fast jede Pflanze die Neigung hat, beständig und in verschiedener Weise zu variiren, während andererseits jede nicht unmittelbar durch äussere Einflüsse entstandene neue Eigenschaft erblich zu werden strebt; wenn trotzdem viele wildwachsende Pflanzen und manche cultivirte eine grosse Constanz erlangen und keine äusserlich unterscheidbaren Varietäten erzeugen, so beruht diess wohl meist darauf, dass die entstehenden neuen Varietäten unter den gerade gegebenen Lebensbedingungen nicht existenzfähig sind oder doch bald wieder zu Grunde gehen, worauf ich weiter unten noch ausführlicher zurückkomme. — Die Erblichkeit neuer Eigenschaften tritt besonders dann in einem recht eigenthümlichen Lichte hervor, wenn die letzteren, wie bei der Knospenvariation, nicht einmal dem ganzen Stocke der erzeugenden Pflanze, sondern nur einem Sprosse zukommen; einen noch merkwürdigeren Fall constatirte Kencely Bridgman; er fand, dass die Sporen von dem normal geformten unteren, inneren Theil der Lamina der Blätter von Scolopendrium vulgare laceratum und Scolopendrium vulgare Cristagalli durchgängig Pflanzen der normalen Stammform lieferten, während die Sporen, welche auf dem abnorm gebildeten peripherischen Blatttheil erzeugt waren, die genannten Varietäten reproducirten (Nägeli in Ber. d. k. bayr. Akad. der Wiss. 1866, 13. Jan., p. 274).

§ 16. **Accumulation neuer Eigenschaften bei der Fortpflanzung der Varietäten.** Die Differenz einer neu entstandenen Varietät und ihrer Stammform oder die Differenz zwischen den Varietäten einer gemeinsamen Stammform ist anfangs meist ziemlich gering, oft bezieht sie sich nur auf einzelne Merkmale. Aber die Varietät kann in ihrem Nachkommen selbst wieder variiren und dadurch können die neuen Merkmale weiter ausgebildet und ausserdem neue Merkmale anderer Art hinzugefügt werden; auf diese Weise wird der Betrag der Differenz zwischen Stammform und Varietät und zwischen den Varietäten derselben Stammform gesteigert; nimmt mit der wachsenden Differenz der Eigenschaften auch die Erblichkeit der letzteren zu, so wird die Varietät der Stammform endlich so entfremdet, dass ihre genetische Zusammengehörigkeit nur noch historisch oder durch Uebergangsformen zu erweisen ist; so verhält es sich mit vielen unserer Culturpflanzen, z. B. der Birne, die schon in wildem Zustand gern variirt, in der Cultur aber ihren Wuchs, Blattform, Blüthen und zumal die Früchte in einem Grade verändert hat, dass wir die edelsten Birnsorten niemals für Abkömmlinge der wilden Pyrus communis halten dürften, wenn nicht Decaisne durch das Studium der Uebergangsformen diese genetische Zusammengehörigkeit erwiesen hätte (Darwin l. c. 444). Ebenso ist es kaum zweifelhaft, dass die sämmtlichen cultivirten Stachelbeeren von der in Central- und Nordeuropa wildwachsenden Ribes grossularia abstammen; und für sie führt Darwin den histo-

rischen Nachweis, wie die Grösse der Früchte seit 1786 durch die Cultur beständig zugenommen hat, bis sie 1852 das Gewicht von 5 Loth erreichten; Darwin fand, dass ein Apfel von $6^1/_2$ Zoll Umfang dasselbe Gewicht hatte. — Die verschiedenen Kohlvarietäten stammen vielleicht von einer, vielleicht auch nach A. de Condolle von zwei oder drei nahe verwandten noch jetzt in den Mittelmeergegenden lebenden Stammformen ab; im letzteren Falle hat jedenfalls Bastardirung mitgewirkt; die Varietäten sind zum grossen Theil erblich, aber noch ohne strenge Constanz; wie gross der Betrag der Variation währed der Cultur geworden ist, zeigt einerseits die Existenz baumartiger Formen mit verzweigten holzigen Stämmen von 10—12, selbst 16 Fuss Höhe, neben dem Kopfkohl mit niederem Stamm und einem kugeligen, oder spitzen oder breiten Kopf, der aus den übereinander gelegten Blättern besteht; daneben der savoyer Kohl mit seinen blasigen, krausen Blättern, die Kohlrabi mit ihrem unten kugelig angeschwollenen Stamm, dem Blumenkohl mit seinen dicht gedrängten monströsen Blüthen u. s. w. [1]) Von vielen Culturpflanzen kennt man die ursprünglich wildwachsenden Formen nicht; möglich, dass diese in einzelnen Fällen verschwunden sind, aber wahrscheinlicher ist es, dass die in der Cultur entstandenen Varietäten so viele neue Eigenschaften nach und nach erworben (accumulirt) haben, dass ihre Aehnlichkeit mit der wildwachsenden Stammform nicht mehr zu erkennen ist; so ist es wahrscheinlich bei den cultivirten kürbisartigen Pflanzen, den Kürbissen, Flaschenkürbissen, Melonen und Wassermelonen, deren Hunderte von Varietäten Naudin auf drei Stammformen, nämlich Cucurbita pepo, maxima und moschata zurückführt, die aber in wildem Zustand nicht bekannt sind; diese Stammformen sind aus den Aehnlichkeiten und Verschiedenheiten der zahllosen Varietäten gewissermassen herausconstruirt und nur ideal vorhanden; es ist die Frage ob irgend eine derselben jemals reell existirt hat, oder ob diese idealen Stammformen nicht bloss dreien Hauptvarietäten entsprechen, die aus einer vielleicht noch jetzt existirenden Stammform, oder aus der Bastardirung einiger solchen entstanden sind. Viele von diesen Varietäten sind vollkommen erblich und alle Organe zeigen die weitgehendsten Verschiedenheiten; wie gross und mannigfaltig diese sind, erhellt schon daraus, dass Naudin die Formengruppe, die er unter dem Namen C. pepo zusammenfasst, in sieben Sectionen eintheilt, von denen eine jede wieder untergeordnete Varietäten umfasst (Darwin l. c. p. 455) [2]); die Frucht der einen Varietät übertrifft die einer andern um mehr als das zweitausendfache der Grösse; die Stammform der Frucht ist wahrscheinlich eiförmig, sie wird aber bei manchen Varietäten in einen Cylinder ausgezogen, bei anderen in eine flache Scheibe verkürzt; die Färbung der Fruchtschale ist bei den verschiedenen Varietäten fast unendlich verschieden; manche haben harte, andere weiche Schale, manche süsses, andere bitterliches Fruchtfleisch; die Samen differiren von 6—7 bis auf 25 Millimeter Länge; bei manchen sind die Ranken monströs, bei anderen fehlen sie ganz; eine Varietät bildet ihre Ranken in Zweige um, welche Blätter, Blüthen und Früchte bringen. Selbst Merkmale, welche sonst in ganzen Ordnungen des Systems constant sind, werden bei den Kürbissen höchst variabel; so führt Naudin (Comptes

1) Vergl. Metzger: Landwirthschaftl. Pflanzenkunde, Frankfurt a. M. 1841, p. 1000 und Darwin l. c. 404.

2) Vergl. auch Metzger: Landwirthschaftl. Pflanzenkunde, Frankfurt a. M. 1841, p. 692.

rendus 1867. T. 64, p. 929) eine chinesische Varietät von C. maxima an, die einen gänzlich freien (oberständigen) Fruchtknoten besitzt, während er sonst bei den Cucurbitaceen und näher verwandten Familien unterständig ist [1]. — Die Varietäten der Melone theilt Naudin in 10 Sectionen ein; auch differiren nicht nur die Früchte, sondern auch die Blätter und der ganze Wuchs (Tracht, Habitus); manche Melonenfrüchte sind nur so gross wie kleine Pflaumen, andere wiegen bis 66 Pfund; eine Varietät hat eine scharlachrothe Frucht, eine andere hat nur einen Zoll Querdurchmesser, ist aber 3 Fuss lang, und windet sich schlangenförmig nach allen Richtungen, auch andere Organe dieser Varietät verlängern sich stark; die Früchte einer Melonenvarietät sind von Gurken äusserlich und innerlich kaum zu unterscheiden; eine algerische Melone zerfällt bei der Reife plötzlich in Stücke (Darwin l. c. 458).

Aehnlich wie die Gattung Cucurbita verhält sich Zea; die cultivirten Maisvarietäten stammen wahrscheinlich nur von einer wildwachsenden Urform ab, die schon vor sehr langer Zeit in Amerika in Cultur genommen wurde; es erscheint aber fraglich, ob die in Brasilien wildwachsende (die einzige wildwachsende bekannte) Art, mit langen die Körner umhüllenden Spelzen die Stammform ist; ist sie es nicht, so kennt man gegenwärtig keine Pflanze, die man als Stammform unserer zahlreichen und höchst verschiedenen Maisvarietäten betrachten könnte. Auch hier hat sich durch die fortgesetzte Cultur der Betrag der Differenzen der verschiedenen Varietäten unter sich, also auch zwischen ihnen und der Urform ausserordentlich gesteigert und die einzelnen Varietäten unterscheiden sich nicht blos durch einzelne, sondern durch zahlreiche Merkmale; manche erreichen nur $1\frac{1}{2}$ Fuss Höhe, andere werden 15—18 Fuss hoch; die Früchte stehen bei den verschiedenen Varietäten in 6—20 Längsreihen am Kolben, sie sind bald weiss, bald gelb, roth, orange, violett, schwarz gestrichelt, blau oder kupferroth; ihr Gewicht variirt um das Siebenfache; die Formen der Früchte sind höchst verschieden, es giebt Varietäten mit dreierlei verschieden geformten und gefärbten Früchten in einem Kolben; und zahlreiche andere Verschiedenheiten finden sich [2]. Diese Beispiele mögen hier genügen, um zu zeigen, wie hoch der Betrag der Abweichungen der Varietäten einer Stammform in der Cultur sich steigern kann; weiteres Material findet man in Darwin's genanntem Werk, bei Metzger und De Candolle (Geographie botanique) angehäuft.

Viel schwieriger, z. Th. unmöglich ist es, direct zu beweisen, wie hoch sich der Betrag der Variation wildwachsender Stammformen ausserhalb der Cultur steigern kann, weil hier im Allgemeinen historische Nachweisungen unthunlich, oder nur auf weiten Umwegen und unter Zuhilfenahme von Hypothesen zu erreichen sind; da aber die Gesetze der Variation bei cultivirten und wilden Pflanzen unzweifelhaft dieselben sind, wenn sie auch in beiden Fällen unter verschiedenen Bedingungen wirken, so können wir einstweilen wenigstens als wahrscheinlich

1) Eine Begonia frigida producirte in Kew nach Hooker neben männlichen und weiblichen Blüthen (mit unterständigem Ovarium) auch bissexuelle Blüthen mit oberständigem Ovarium; diese Variation wurde durch die Samen aus normalen Blüthen reproducirt (Darwin l. c. 466).

2) Vergl. Darwin l. c. 400 und Metzger l. c. 207; auf die Ergebnisse der Culturversuche mit Rücksicht auf Variation und Constanz der Varietäten ist nicht viel Werth zu legen, da die Bastardirung nicht ausgeschlossen war; manche Varietäten des Mais sollen freilich schwer bastardiren.

annehmen, dass die Pflanzen im wilden Zustand ebenso stark variiren, wie im domesticirten. Wir werden aber im Folgenden verschiedene und schwerwiegende Betrachtungen kennen lernen, welche zu der Folgerung führen, dass die Variation bei der Entstehung der verschiedenen wildwachsenden Pflanzenformen unendlich grössere Wirkungen hervorgebracht hat, als wir sie an den Culturvarietäten wahrnehmen.

Die Variation der Culturpflanzen zeigt, dass es nur eine Ursache der inneren und äusseren, erblichen Aehnlichkeit verschiedener Pflanzen gibt, diese Ursache ist der gemeinsame Ursprung der ähnlichen Formen aus einer und derselben Stammform; wenn wir nun unter den wildwachsenden Formen entsprechenden Verhältnissen begegnen, wenn wir finden, dass dort, wie bei den Culturpflanzen zahlreiche verschiedene Formen durch Mittelformen, durch Uebergänge verbunden sind, ähnlich wie wir sie zwischen den Stammformen der Culturpflanzen und ihren abweichendsten Varietäten vorfinden, so müssen wir auch bei den wildwachsenden Pflanzen ähnliche Abstammungsverhältnisse als die einzige Ursache der Aehnlichkeit verschiedener Formen betrachten. Die ausserordentlich zahlreichen Formen der vielverbreiteten Gattung Hieracium z. B. verhalten sich in vieler Beziehung wie die cultivirten Kürbisse, Kohlarten u. s. w. Neben zahlreichen Formen, die als Species bezeichnet werden, finden sich noch zahlreichere Zwischenformen, die nur zum Theil Bastarde, meist Varietäten von vollkommener Fruchtbarkeit sind. Nägeli [1]), der diese Gattung einem ausführlichen Studium unterwarf, sagt: »wenn man alle Typen, die durch Uebergangsformen von vollkommener Fruchtbarkeit verbunden sind, in eine einzige Art vereinigen wollte, so bekäme man für alle einheimischen Hieracien nur drei Species, die von einzelnen Autoren auch schon als Gattungen getrennt worden sind: Pilosella (=Piloselloiden), Hieracium (=Archieracium) und Chlorocrepis (Hier. staticifolium). Zwischen den drei Gruppen mangeln wenigstens in Europa die Uebergänge vollständig. Mit Unrecht hat man zwischen Piloselloiden und Archieracium Bastarde angenommen; die angeblichen Hybriden sind reine Piloselloiden oder reine Archieracien«. —

»Nach dem jetzigen Stande der Wissenschaft, sagt Nägeli, sehe er keine andere Möglichkeit als die Annahme, es seien die Hieracium-Arten durch Transmutation entweder aus untergegangenen oder aus noch bestehenden Formen entstanden, und es sei ein grosser Theil der Zwischenglieder noch vorhanden, welche sich bei der Spaltung einer ursprünglichen Art in mehrere neue Arten naturgemäss mitbildeten, oder die bei der Umwandlung einer noch lebenden Art in eine von ihr sich abzweigende Species durchlaufen wurden. Es hätten sich also bei den Hieracien die Arten noch nicht durch Verdrängung der Zwischenglieder so vollständig getrennt, wie es bei den meisten anderen Gattungen der Fall ist« u. s. w.

Unter dem Namen Art oder Species fasst man die Gesammtheit aller Pflanzenindividuen zusammen, deren constante Merkmale gleich sind und sich von den constanten Merkmalen anderer ähnlicher Pflanzenformen unterscheiden; aus dem bisher Gesagten leuchtet nun ein, dass ein Unterschied zwischen constant gewordenen Varietäten einer bekannten Stammform und den wildwachsenden Species einer Gattung nur insofern besteht, als man bei jenen die Abstammung kennt, bei diesen nicht. Die verschiedenen constant gewordenen Culturvarietäten einer Stammform sind durch Mittelformen verbunden, in denen

1) Sitzungsber. der k. bayer. Akad. der Wiss. 1866, 10. März.

sich der fortschreitende Process der Accumulation neuer Varietäteigenschaften kundgiebt; diese Mittelformen können aber auch verschwinden und dann liegt eine mehr oder minder breite Kluft zwischen den verschiedenen Varietäten selbst und zwischen ihnen und der Stammform andererseits. Beides findet man bei den wildwachsenden Pflanzen wieder; bei manchen Gattungen, wie Hieracium, sind sehr verschiedene Species durch zahlreiche Mittelformen, die mit ihnen zugleich vorkommen, verbunden; man ist nach der Analogie mit den Culturpflanzen berechtigt, diese Mittelformen, (insofern es nicht Bastarde sind) als die schrittweise weiter fortgebildeten Varietäten zu betrachten, von denen einzelne Nachkommen in der Accumulation neuer Eigenschaften am weitesten fortgeschritten sind; gewöhnlich aber sind die Mittelformen, die gewissermaassen die Brücke zwischen den Stammformen und den abgeleiteten Formen darstellen, verschwunden; in diesem Falle sind die Species derselben Gattung von einander isolirt, die Verschiedenheit ihrer Merkmale ist unvermittelt; die Arten einer Gattung stimmen aber unter sich durch zahlreiche erbliche Merkmale überein, sie unterscheiden sich von einander nur durch einzelne constante Merkmale, der Betrag der Aehnlichkeit ist viel grösser, als der Betrag der Differenzen; es findet also zwischen verschiedenen Arten einer Gattung dasselbe Verhältniss, nur in gesteigertem Grade statt, wie zwischen sehr verschiedenen Varietäten derselben Stammform, und da man für dieses Verhältniss keine andere Erklärung kennt, als eben die gemeinsame Abstammung mit Variation und Erblichkeit der neuen Eigenschaften, so ist man berechtigt, die Arten einer Gattung als die weiter ausgebildeten und constant gewordenen Varietäten einer gemeinsamen Stammform zu betrachten, die vielleicht wirklich verschwunden, oder als solche nicht mehr zu erkennen ist. Eine natürliche Grenzlinie zwischen Varietät und Species besteht also nicht; beide sind nur durch den Betrag der Differenzen der Merkmale oft durch den Grad der Constanz verschieden; so wie zahlreiche Varietäten in den Begriff einer Species eingeschlossen werden, insofern man bei der Feststellung der Species von den Differenzen der Varietäten absieht, so werden mehrere Species, indem man ein Maximum von gemeinsamen Eigenschaften derselben zusammenfasst, in eine Gattung vereinigt. Da man nun gerade die wichtigsten Eigenschaften der Pflanzen weder messen noch wägen kann, so ist es schwer, zum Theil selbst unmöglich, zu bestimmen, d. h. durch Uebereinkunft festzustellen, welcher Betrag von Differenzen dazu gehört, um zwei verschiedene aber ähnliche Pflanzenformen nicht als Varietäten, sondern als Species zu charakterisiren; ebenso ist es in hohem Grade dem persönlichen Ermessen (dem sogenannten Tact) überlassen, ob man zwei ähnliche aber verschiedene Formengruppen nur als zwei Species mit Varietäten, oder aber als zwei Gattungen mit ihren Species bezeichnen soll. — Für die sinnliche Anschauung existirt nur das Individuum (oft nicht einmal dieses ganz); die Begriffe Varietät, Species, Gattung werden abstrahirt und bedeuten ein Maass von Verschiedenheiten der Individuen, welches bei der Varietät gering, bei der Species grösser, bei der Gattung noch grösser ist; in allen drei Fällen ist aber neben den Verschiedenheiten ein überwiegender Betrag von Aehnlichkeiten vorhanden, und da wir bei der Variation erfahren, dass aus gleichen Formen durch stetig fortschreitende Abweichungen ähnliche aber immer verschiedener werdende Formen hervorgehen, so nehmen wir an, dass auch die höheren Grade der Verschiedenheit ähnlicher Formen, wie wir sie durch die Begriffe Species und Gattung ausdrücken, nur auf Accumulation neuer Eigenschaften bei der Variation aus einer Stammform entstanden sind.

§ 17. **Ursachen der fortschreitenden Ausbildung der Varietäten.** Die Eigenschaften der cultivirten Varietäten einer Stammform zeigen, wie Darwin zuerst hervorhob, immer eine auffallende und merkwürdige Beziehung zu den Zwecken, um deren willen der Mensch die betreffenden Pflanzen cultivirt; die Varietäten des Weizens unterscheiden sich nur wenig in der Form des Halmes und der Blätter, die dem Menschen im Allgemeinen ziemlich gleichgiltig sind, sie unterscheiden sich aber vielfach und in hohem Grade durch Form, Grösse, Stärke- und Klebergehalt der Körner, d. h. durch Eigenschaften des-

jenigen Organes, um desswillen der Weizen cultivirt wird, und durch solche Eigenschaften dieses Organs, welche unter verschiednen Umständen besonders werthvoll für den Menschen sind; die Varietäten des Kohls dagegen lassen kaum einen Unterschied in den Samenkörnern, selbst kaum in den Schoten und Blüthen erkennen, deren äussere Eigenschaften dem Menschen gleichgiltig sind, die inneren sind nur insofern werthvoll, als der Same die Varietät fortzupflanzen hat; dagegen unterscheiden sich die Kohlvarietäten durch die Ausbildung derjenigen Organe, welche man als Gemüse geniesst und auf welche die Cultur daher achtet; es kommt darauf an, bei ähnlichem Geschmack und ähnlicher Wirkung auf die Ernährung des Menschen bald die Zartheit des Gewebes zu steigern, bald eine möglichst grosse Masse zu erzielen, bald die Zeit, wo das Gemüse brauchbar wird, zu ändern u. s. w.; das und manches andere leisten die verschiedenen Varietäten in erwünschter Weise. Die Varietäten der Runkelrübe unterscheiden sich nur wenig in den Blüthen, schon mehr in den Blättern, je nachdem sie als Zier-Blattpflanzen in Gärten oder als landwirthschaftliche Producte cultivirt werden; letztere weichen unter einander ab durch Grösse der Knollen, Zuckergehalt und Form derselben, Eigenschaften, welche die Rüben bald werthvoller für die Fütterung, bald für die Zuckerfabrication machen; die Wurzeln, Blätter, Blüthen und Stämme der Obstvarietäten gleicher Species unterscheiden sich dagegen im Allgemeinen nur wenig, aber die Grösse, Form, Farbe, Geruch, Geschmack, Reifezeit, Dauerbarkeit der Früchte sind ausserordentlich verschieden, je nach dem speciellen Zweck, je nach der herrschenden Mode in der Verwendung der Früchte; bei den Gartenblumen sind es im Allgemeinen die Blüthen, zumal die Corollen und die Inflorescenzen, die sich bei den Varietäten einer Species unterscheiden, weil die meisten Gartenblumen nur mit Rücksicht auf Form, Grösse, Färbung, Geruch der Blüthe cultivirt werden, u. s. w.

Dieses Verhältniss der Culturvarietäten zu den Bedürfnissen der Menschen erklärt sich daraus, dass anfangs unbewusst, später bewusst von den verschiedenen Varietäten der cultivirten Pflanzen nur diejenigen zur weiteren Cultur verwendet wurden, an denen eine dem Menschen werthvolle Eigenschaft stärker hervortrat, als an anderen Varietäten; man suchte diejenigen Individuen heraus, die einem bestimmten Bedürfniss am meisten entsprechen, sie allein wurden weiter cultivirt, die betreffende Eigenschaft trat an einzelnen Nachkommen wieder besonders stark hervor und nur diese wurden zur Fortpflanzung ausgewählt; so steigerte sich die eine dem Menschen werthvolle Eigenschaft immer mehr; andere Eigenschaften derselben Pflanze variirten unterdessen auch, sie wurden aber nicht beachtet und die betreffenden Exemplare nicht fortgepflanzt, eine Steigerung derselben von Generation zu Generation konnte daher nicht eintreten.

Es ist das grosse Verdienst Darwins, gezeigt zu haben, dass auch die wildwachsenden Pflanzen beständig solchen Lebensbedingungen unterliegen, deren Effect darin besteht, dass von den Varietäten einer Stammform nur gewisse erhalten bleiben und eine Steigerung erfahren, während andere zu Grunde gehen. Das Verhältniss der variirenden wildwachsenden Pflanze zu ihrer Umgebung im weitesten Sinne des Wortes ist aber ein anderes als das der cultivirten Pflanze zum Menschen; dieser schützt seine Pfleglinge um sie auszubeuten, er macht ihnen das Leben leicht, damit die ihm werthvollen Eigenschaften sich frei ausbilden können; die wildwachsende Pflanze dagegen muss sich selbst gegen jede

Unbill nach aussen schützen, beständig wird sie durch andere Pflanzen, Thiere, elementare Ereignisse in ihrer Existenz bedroht, in diesem Kampf ums Dasein, wie es Darwin so treffend nennt, werden nur diejenigen Exemplare, die den schädlichen Einflüssen am besten widerstehen, sich erhalten, nur diejenigen Varietäten, die zufällig besser dazu geeignet sind, werden sich fortpflanzen und ihre neuen Eigenschaften weiter ausbilden. Daher zeigen die Eigenschaften der wildwachsenden Pflanzen, soweit sie nicht rein morphologischer Natur sind, immer ganz bestimmte Beziehungen zu den Umständen, unter denen sie leben, die Formen und andere Eigenschaften der Organe zielen wesentlich darauf ab, die Existenz der Pflanze unter den localen Bedingungen ihrer Heimath, ihres Standortes zu sichern; Varietäten und Arten, die nicht dazu ausgerüstet sind, den Kampf ums Dasein zu bestehen, gehen unter. Der Kampf um die Existenz wirkt daher im gewissen Sinne ähnlich, wie die Auswahl des Züchters; so wie der letztere nur fortbildet, was seinen eigenen Zwecken entspricht, so bleiben im Kampf ums Dasein nur diejenigen Varietäten erhalten und fortbildungsfähig, die durch irgend eine Eigenschaft besser befähigt sind, den Kampf zu bestehen; so entstehen schliesslich durch unmerkliche Variation, durch Zerstörung der nicht bestandsfähigen, durch weitere Ausbildung der nützlichen Eigenschaften, mit einem Wort, durch das, was man metaphorisch die natürliche Auswahl durch den Kampf ums Dasein nennen kann, Pflanzenformen, die dem Zweck der Selbsterhaltung ebenso genau, ja viel genauer angepasst (adaptirt) sind, als die Culturpflanzen den Zwecken des Menschen. Durch die unbewussten Wirkungen und Gegenwirkungen der Pflanzen und ihrer lebenden und leblosen Umgebung entstehen endlich Organisationsverhältnisse, die für die Selbsterhaltung einer Pflanzenart unter ganz bestimmten localen Bedingungen kaum zweckmässiger gedacht werden können, die den Eindruck machen, als ob sie das Resultat klügster, umsichtigster Berechnung wären.

Um sich darüber klar zu werden, wie der Kampf ums Dasein es bewirkt, dass die bestehenden wilden Pflanzenformen ihren specifischen Lebensbedingungen so ungemein genau angepasst sind, muss man beachten, dass jede Pflanze beständig in sehr geringem Grade variirt, dass die Variation alle Organe und alle Eigenschaften derselben trifft, wenn auch meist nur in äusserlich unmerklichem Grade, dass andrerseits der Kampf um die Existenz bei den Pflanzen (ebenso wie bei den Thieren) ein immerwährender, nie ruhender ist, in welchem auch der kleinste Vortheil, den die Pflanze durch Variation in irgend einer Beziehung gewinnt, für ihre Existenz entscheidend werden kann.

Der Kampf, den die Pflanze mittels ihrer Fähigkeit zu variiren führt, bietet zwei sehr verschiedene Seiten dar; einerseits nämlich kommt es darauf an, dass die Organisation sich ganz allseitig den Bedingungen der Ernährung und des Wachsthums, welche durch das Klima und den Boden gegeben sind, anpasse; es versteht sich von selbst, dass eine submerse Wasserpflanze anders organisirt sein muss als eine Landpflanze, dass die Assimilationsorgane bei einer im tiefen Waldesschatten lebenden Pflanze anders eingerichtet sein müssen als bei einer dem Sonnenlicht täglich ausgesetzten u. s. w. Für alle Pflanzen der Hochgebirge und Polarländer sind die Lebensbedingungen andere als für die Tieflandbewohner der Tropen und gemässigten Zonen. Wenn es sich allein um diese allgemeinen Lebensbedingungen der Pflanzen handelte, so wäre der Kampf ums Dasein ein

relativ einfacher Vorgang; man kann sich vorstellen, wie unter den Varietäten einer Stammform, die im Wasser wächst, einzelne sich finden, die zuweilen ein Sinken des Wassers vertragen, wie diese Nachkommen erzeugen, welche nach und nach wie Sumpfpflanzen, endlich wie Landpflanzen sich verhalten (man vergl. Nasturcium amphibium, Polygonam amphibium u. a.); man kann sich ebenso vorstellen, dass gewisse Nachkommen einer Pflanze ein wenig resistenter gegen das Erfrieren sind, dass diese Eigenschaft sich steigert, dass also eine Pflanzenform, die nur ein mildes Klima erträgt, nach und nach Varietäten erzeugt, die auch ein härteres endlich selbst das härteste ertragen u. s. w. Schon diese relativ einfachen Verhältnisse würden aber zu einer grossen Mannigfaltigkeit der von einer Grundform abstammenden Varietäten hinführen müssen, denn jede Anpassung an neue klimatische und Standortsverhältnisse würde sich auf verschiedene Weise bewirken lassen, d. h. Varietäten verschiedener Art würden den Kampf gegen die elementaren Einwirkungen in verschiedener Weise aufnehmen und durchführen.

Viel mannigfaltiger aber gestaltet sich der Kampf um das Dasein und die dadurch bewirkte Veränderung der Organisation dadurch, dass jede Pflanze, indem sie sich für die elementaren Lebensbedingungen einzurichten sucht, auch noch gleichzeitig gegen zahlreiche andere Pflanzen und gegen die Angriffe der Thiere sich zu wehren hat, oder was noch interessanter ist, die Pflanze benutzt vermöge ihrer Variation einzelne günstige Bedingungen, welche ihr andere Pflanzen und Thiere darbieten, um davon Vortheil zu ziehen, wie die Schmarotzer von ihren Nährpflanzen, die Dichogamen und andere Blüthenpflanzen von dem Besuch der Insecten. Die Mannigfaltigkeit in diesen Verhältnissen ist eine geradezu endlose und kann nur an Beispielen klar gemacht werden. Eine Bemerkung, die ebenfalls schon von Darwin herrührt, muss hier aber besonders hervorgehoben werden; die Individuen derselben Pflanzenform treten als Concurrenten, als Mitbewerber um den Platz, die Nahrung, das Licht u. s. w. auf; gerade die Gleichartigkeit der Bedürfnisse gleichartiger Pflanzen bewirkt zwischen ihnen einen Kampf um die Existenz; in etwas geringerem aber noch immer im hohen Grade findet diess zwischen verschiedenen Varietäten derselben Stammform, noch weniger zwischen verschiedenen Species und Gattungen statt. Der Erfolg dieser Verhältnisse zeigt sich einerseits darin, dass bei gesellig lebenden Pflanzen, wesentlich nur die kräftigsten Keimpflanzen zur vollen Entwickelung kommen, während die schwächeren unterdrückt werden, wie jeder junge Hochwald zeigt; anderseits können sehr verschiedene Arten und Gattungen dicht neben einander gedeihen, weil sie verschiedene Bedürfnisse haben und die Concurrenz unter ihnen eine geringere ist.

Aus der Thatsache nun, dass Pflanzen von verschiedener Organisation wegen der verminderten Concurrenz unter ihnen leichter neben einander auf demselben Boden gedeihen, wurde von Darwin der so wichtige und folgereiche Schluss gezogen, dass bei der Fortbildung der Varietäten einer Stammform in wildem Zustand vorzugsweise diejenigen neuen Formen sich erhalten müssen, die von der Stammform und unter sich am meisten abweichen, während die Mittelformen nach und nach verdrängt werden; es liegt darin die Ursache, warum zwischen den verschiedenen Arten einer Gattung so häufig die Mittelformen fehlen, obgleich man zu der Annahme berechtigt ist, dass sie durch Variation aus einer Stammform und Fortbildung der Varietäten entstanden sind.

In seinen gröberen Zügen (aber gerade desshalb sehr anschaulich) macht sich der Kampf um das Dasein zwischen verschiedenen Pflanzenformen, die Concurrenz um den Raum, um Nahrung und Licht bemerklich, wenn man die Zudringlichkeit der sogenannten Unkräuer in den Gärten und auf den Feldern betrachtet. Die Culturpflanzen unserer Gärten und Felder sind im Stande unser Klima zu ertragen, der Boden gewährt ihnen was sie zu üppigem Gedeihen brauchen; allein zahlreiche wild wachsende Pflanzen sind für unser Klima noch besser ausgerüstet, sie wachsen auf dem cultivirten Boden noch kräftiger, rascher und üppiger als die Culturpflanzen, ihre Samen oder Rhizome sind in enormer Menge überall verbreitet. Werden nun die Culturpflanzen nicht sorgfältig vor den Unkräutern geschützt, so bemächtigen sich diese sehr bald des Raumes, der für jene bestellt war. Jedes Land, jeder Boden hat seine eigenthümlichen Unkräuter, d. h. unter bestimmten äusseren Bedingungen sind es immer bestimmte Pflanzenformen, welche gerade hier am kräftigsten gedeihen und den Culturpflanzen den Rang ablaufen. Gewissermaassen ein Maass für die Grösse des Uebergewichts der Unkräuter über die Culturpflanzen hat man an dem Betrage der Arbeit, welche der Mensch zur Vernichtung der Unkräuter anwenden muss, um seine Schützlinge zu retten und zu erhalten. Die Stammformen unserer Culturpflanzen sind meist in anderen Gegenden zu Hause; dort sind sie nicht nur für das Klima hinreichend ausgerüstet, sondern auch im Stande die Concurrenz mit ihren Nachbarn aufzunehmen.

Die Anzahl von Pflanzenarten und von Individuen jeder Art, die wir auf einer Wiese, in einem Sumpfe u. s. w. vorfinden, ist nicht das Werk des Zufalls, sie hängt nicht bloss davon ab, ob von der einen oder anderen Art mehr Samen dahin gekommen sind, ob die eine oder andere Art mehr Samen bildet u. s. w. Jede einzelne dieser Pflanzenarten würde, wenn sie allein vorhanden wäre, oder wenn sie durch Cultur geschützt würde, den betreffenden Bodenraum binnen kurzer Zeit ganz allein bedecken; dennoch stellt sich ein bestimmtes Verhältniss unter den sich selbst überlassenen vermischten Arten her, ein Verhältniss, welches auf der specifischen Fähigkeit jeder einzelnen Art beruht, im Kampf mit den anderen sich zu behaupten.

Wie verwickelt das Verhältniss auch nur zweier nahe verwandter Pflanzenformen in ihrem Kampf um die Existenz auf bestimmten Localitäten sich gestalten kann, hat Nägeli ebenso eingehend als anschaulich an verschiedenen Alpenpflanzen dargestellt. »Der Vernichtungskrieg« sagt er[1]) ist selbstverständlich am heftigsten zwischen den Arten und Racen nächster Verwandtschaft, weil dieselben auf die gleichen Existenzbedingungen angewiesen sind. Achillea moschata verdrängt Achillea atrata oder wird von ihr verdrängt; man findet sie selten neben einander. Dagegen wächst die eine und die andere mit Achillea Millefolium zusammen. Offenbar machen Achillea moschata und atrata, wie sie einander auch äusserlich höchst ähnlich sind, analoge Ansprüche an die Aussenwelt; Achillea Millefolium dagegen, welche beiden ferner steht, concurrirt nicht eigentlich mit ihnen, weil sie auf andere Existenzbedingungen angewiesen ist. Noch weniger concurriren die Pflanzen anderer Gattungen und Ordnungen«. — »Im Bernina-Heuthal (im Oberengadin) kommen Achillea moschata, A. atrata und A. Millefolium in Menge vor; A. moschata und A. Millefolium auf Schiefer, A. atrata und Millefolium auf Kalk. Wo der Schiefer mit Kalk wechselt, da hört auch immer A. moschata auf und A. atrata beginnt. Es sind also hier die beiden Arten streng bodenstet; und so habe ich es an verschiedenen Orten in Bündten beobachtet, wo sie beide vorkommen. Mangelt aber eine Art, so ist die andere bodenvag. Achillea atrata bewohnt dann ohne Unterschied Kalk und Schiefer; und ebenso findet man A. moschata, obgleich dieselbe, wie es scheint, nicht so leicht auf den Kalk wie jene auf den Schiefer geht, doch neben dem Urgebirge auch auf ausgesprochener Kalkformation mit der dieser eigenthümlichen Vegetation. Im Bernina-Heuthal traf ich mitten auf dem Schiefer, der mit A. moschata bevölkert war, einen grossen herabgestürzten Kalkblock, kaum mit zolldicker Bodenkrume bedeckt; auf demselben hatte sich eine Colonie von A. moschata angesiedelt,

1) Nägeli in Sitzungsber. d. k. bayr. Akad. d. Wiss. 1865, 15. Dec.

weil hier die Concurrenz der A. atrata ausgeschlossen war«. — »Ein ähnliches Ausschliessungsverhältniss wird in gewissen Gegenden zwischen Rhododendron hirsutum und Rhododendron ferrugineum, Saussurea alpina und Saussurea discolor, ferner zwischen Arten der Gattungen Gentiana, Veronica, Erigeron, Hieracium u. a. beobachtet.« — Den naheliegenden, aber auf unrichtigen Vorstellungen beruhenden Einwurf, dass von einem Kampf zweier Pflanzenformen doch nicht die Rede sein könne, so lange auf dem betreffenden Areal noch freier Raum vorhanden sei, entkräftet Nägeli folgendermaassen: »auf einem Schieferabhange stehen eine Million von Stöcken der Achillea moschata; sie nimmt selbstverständlich nicht allen Raum ein, denn es hätten hundert Millionen und mehr daselbst Platz; der übrige Raum wird von anderen Gewächsen occupirt. Es ist diess ein Gleichgewichtszustand, der sich mit Rücksicht auf die Bodenbeschaffenheit und die vorausgehenden klimatischen Einflüsse gebildet hat. Die Zahl von einer Million giebt uns also das Verhältniss, in welchem sich Achillea moschata gegenüber der anderen Vegetation zu behaupten vermag; und es ist ein ganz ungereimter Einwurf, wenn man sagt, es wäre ja noch viel Raum für Achillea atrata da. Wenn derselbe den Achilleen überhaupt zugänglich wäre, so würde er von der vorhandenen und jedenfalls bevorzugten Achillea moschata eingenommen. Denken wir uns nun den Fall, es befänden sich einmal auf dem genannten Schieferabhange, vielleicht in Folge künstlicher Anpflanzung, Achillea moschata und Achillea atrata gemengt, jede in der halben Individuenzahl nämlich von 500,000. Von den beiden Arten gedeiht Achillea moschata hier, also auf der kalkarmen Unterlage, besser als Achillea atrata; letztere ist schwächlicher, ihre Gewebe sind weniger ausgereift; sie vermag in Folge dessen den äusseren schädlichen Einflüssen weniger zu widerstehen, wie den Sommerfrösten oder lang andauerndem Regenwetter oder anhaltender Trockenheit u. s. w. Nehmen wir beispielsweise an, es trete alle 20 bis 50 Jahre ein heftiger Frost zur Blüthezeit ein, welcher die Hälfte der Pflanzen von Achillea atrata tödtet, während demselben die stärkere Achillea moschata widersteht. Die Lücken werden durch Besamung wieder ausgefüllt, es gehen aber mehr Achillea moschata auf, als atrata, schon desswegen, weil jene nach dem Frost in der Zahl von 500,000, diese bloss von 250,000 Individuen vorhanden ist. Es sind also in der Folge unter der Million Achilleen, die auf dem ganzen Abhange vorkommen, Achillea moschata vielleicht mit 670,000, Achillea atrata mit 330,000 Individuen vertreten. Nach einem zweiten Froste, welcher wieder die Hälfte von Achillea atrata vernichtet, kommen schon nahezu 800,000 Exemplare von Achillea moschata auf 200,000 von Achillea atrata. So nimmt mit jedem aussergewöhnlichen Sommerfroste die Zahl der letzteren ab, bis sie endlich ganz von dem Standorte verschwunden ist, auf welchem eine verwandte stärkere Art auf ihre Kosten sich ausgebreitet hat«. — Zum Schluss soll hier noch folgende Bemerkung desselben Autors reproducirt werden: »Man könnte aus der oben gemachten Deduction (es bezieht sich diess nicht unmittelbar auf Obiges, gilt aber auch dafür) vielleicht den Schluss ziehen wollen, dass ein solches Resultat immer eintreten und von zwei Pflanzen die eine verdrängt werden müsse, weil beide kaum je von ganz gleicher Stärke seien. Diess wäre jedoch unrichtig, denn es gilt nur für Pflanzen von möglichst gleichen Existenzbedingungen. Wir können uns einen anderen Fall denken, wo die beiden Arten durch ganz ungleiche äussere Einflüsse (z. B. die eine durch Frühlingsfröste, die andere durch trockene Hitze) leiden, so dass bald die Individuenzahl der einen, bald die der andern sich vermindert, wo ferner die Samenbildung und das Keimen der Samen durch ungleiche äussere Einwirkungen gefördert wird, so dass bald die eine, bald die andere sich besonders vermehrt und die leer gewordenen Stellen ausfüllt. Hier muss das numerische Verhältniss der beiden Arten ein schwankendes sein; aber keine vermag die andere zu verdrängen«.

So wie sich der Kampf zwischen zwei Arten aus ihrem mehr oder minder guten Gedeihen auf einem Boden von bestimmter chemischer Beschaffenheit entspinnt, so kann auch das Bedürfniss nach mehr oder weniger Wasser, mehr oder weniger Licht, Wärme u. s. w. die Art des Kampfes der daraus hervorgehenden Vorkommensverhältnisse bestimmen. Nägeli giebt auch für ersteres einige Beispiele. Wenn Primula officinalis und Primula elatior in

einer Gegend zusammen vorkommen, so schliessen sie sich zuweilen sehr genau von einander ab, indem Primula officinalis die trockenen, Primula elatior die feuchten Stellen bewohnt. Jede ist auf ihrem Standort die stärkere und vermag die andere zu verdrängen. Ist aber nur eine Art vorhanden, so zeigt sie sich nicht so wählerisch; Primula officinalis vermag für sich feuchtere, Primula elatior für sich allein trocknere Stellen zu bewohnen, als wenn sie in Gesellschaft sind; ähnlich verhalten sich Prunella vulgaris und grandiflora, in Bezug auf mageren und fruchtbaren Boden auch Rhinanthus Alectorolophus und Rhinanthus minor, Hieracium Pilosella und Hieracium Hoppeanum.

Diese Beispiele mögen genügen, zu zeigen, was man sich unter dem Kampf um's Dasein zu denken hat. Man behalte aber im Auge, dass ein solcher sich in Bezug auf jede Lebensäusserung der Pflanze, in Bezug auf jedes Verhältniss zur Aussenwelt, zumal auch zur Thierwelt entspinnen muss, dass der Verlauf desselben für dieselbe Pflanze an verschiedenen Orten ein anderer ist u. s. w. Das Verständniss der Descendenztheorie, vor allem die Einsicht in die Ursachen der so vollkommenen Einrichtungen der Organisation für ganz bestimmte, oft rein locale Lebensbedingungen der Pflanzen, hängt wesentlich von dem Verständniss des Kampfes um's Dasein ab.

§ 18. **Verhältniss der morphologischen Natur der Organe zu der Anpassung derselben an die Lebensbedingungen der Pflanzen.** Jede Pflanze ist den Bedingungen und Umständen, unter denen sie wächst und sich fortpflanzt genau (wenn auch nicht absolut genau) angepasst; ihre Organe haben die dazu nöthige Form, Grösse, Entwickelungsweise, Beweglichkeit, chemische Eigenschaften u. s. w.; wäre das nicht der Fall, so würde die Pflanze im Kampf um das Dasein unfehlbar zu Grunde gehen. Nun sind aber die Lebensbedingungen ungemein mannigfaltig, sie ändern sich im Lauf der Zeiten und können ins Endlose wechseln. Dieser unendlichen Mannigfaltigkeit der Lebensbedingungen entspricht die Mannigfaltigkeit der Eigenschaften der Pflanzen und doch sind es selbst bei den höher differenzirten Classen nur drei bis vier morphologisch verschiedene Gliederungen, die Axengebilde, Blätter, Wurzeln und Trichome, welche unter Beibehaltung ihres constanten morphologischen Charakters durch unzählige Abänderungen ihrer physiologischen Eigenschaften diesen Bedingungen genügen. Es wurde schon im dritten Kapitel des ersten Buches dieses Verhältniss als die Metamorphose der morphologischen Glieder der Pflanze bezeichnet, indem wir unter Metamorphose die physiologisch verschiedene Ausbildung morphologisch gleichnamiger Glieder verstanden. Die verschiedene physiologische Ausbildung richtet sich nach den Lebensbedingungen der Pflanzen und insofern ist die Metamorphose gleichbedeutend mit dem was wir hier bereits Anpassung, Adaptation genannt haben und was man ebenso gut als Accommodation bezeichnen kann. Wenn man von der Zweckmässigkeit im Bau der Pflanzen redet, so ist damit thatsächlich auch nur gemeint, dass die Form und sonstigen Eigenschaften der Organe den Lebensbedingungen angepasst sind, was sich aus der Existenz der Pflanze im Kampf um das Dasein ohne Weiteres von selbst ergiebt; die Ausdrücke, Zweckmässigkeit, Adaptation und Metamorphose bezeichnen also dieselbe Thatsache, sie können daher als Synonyme gebraucht werden, was an verschiedenen Stellen des vorliegenden Buches auch schon mehrfach geschehen ist.

Für die im nächsten und letzten Paragraphen zu behandelnde Frage ist es nun sehr wichtig von dem Verhältniss der Adaptation zur morphologischen Natur der Organe, von der grossen Constanz der morphologischen Charaktere und der

unendlichen Mannigfaltigkeit der Metamorphose eine möglichst klare Vorstellung zu haben; denn gerade dieses Verhältniss ist es, welcher allein durch die Descendenztheorie und durch keine andere Theorie sich erklärt.

In seinen allgemeinsten Zügen tritt das Verhältniss der Adaptation zur morphologischen Natur der Organe hervor, wenn man beachtet, dass jedes morphologisch bestimmte Glied die allerverschiedensten Functionen und diese wieder

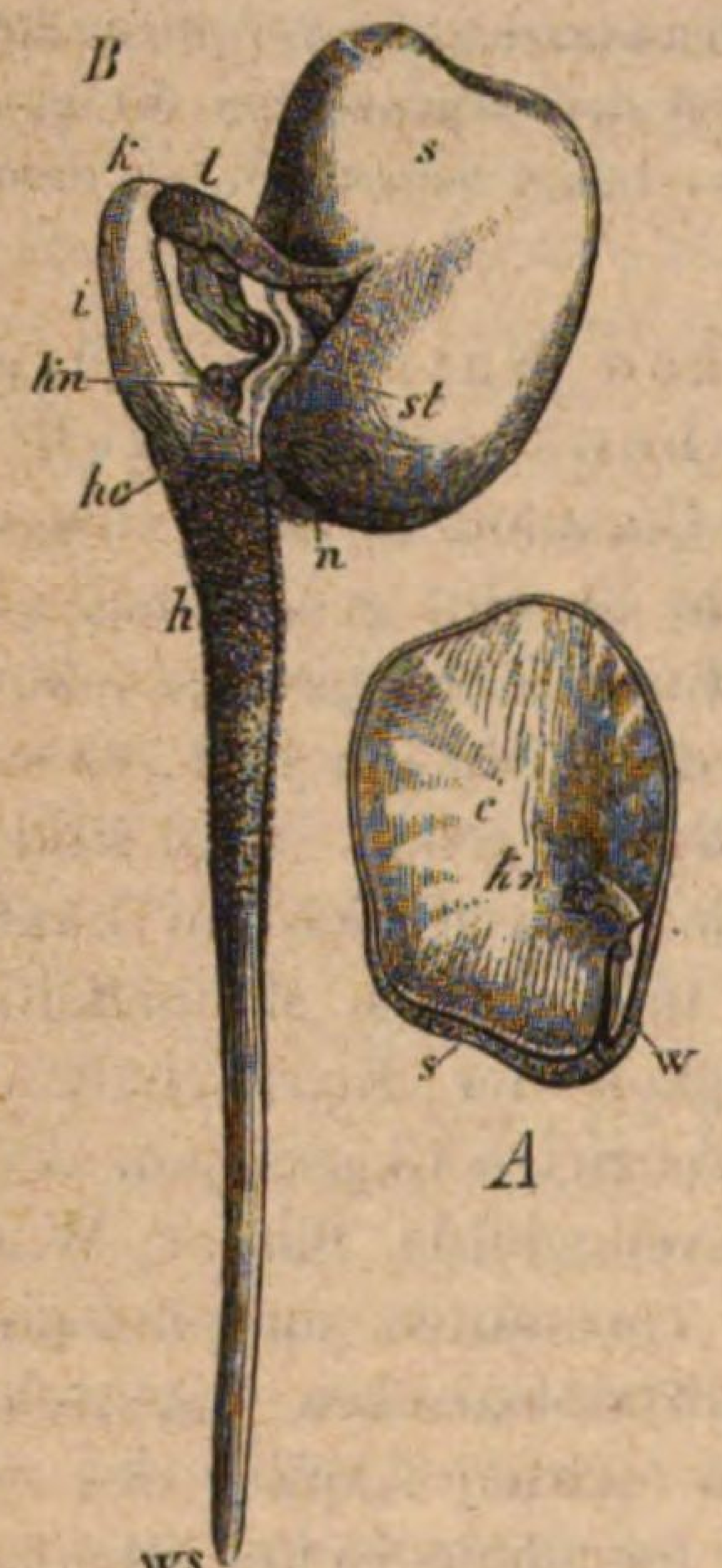


Fig. 354.

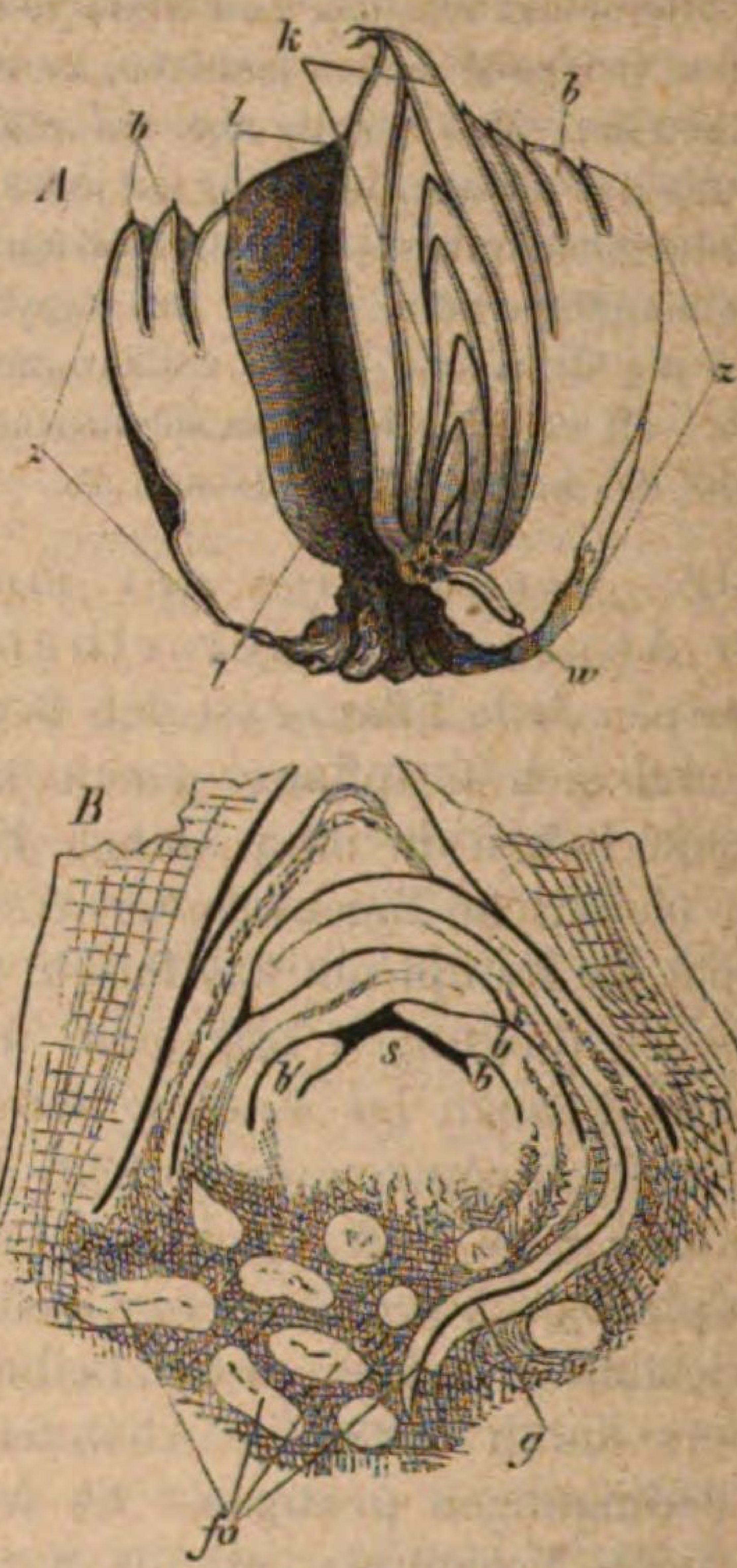


Fig. 355.

Fig. 351. Vicia Faba: *A* der Embryo innerhalb der Samenschale *s*, nach Wegnahme eines der beiden Cotyledonen; *kn* die Knospe des Embryos, welche zwischen den beiden Cotyledonen *c* liegt, *w* die Hauptwurzel. — *B* ein Keimungsstadium; die als Reservestoffbehälter mächtig ausgebildeten Cotyledonen stecken noch in der Samenschale *s*, zwischen ihren Stielen *st* tritt die gekrümmte Keimknospe *k* aus dem Lappen *l* der Samenschale hervor; *kn* Knospen in den Axeln der Cotyledonarstiele, *hc* das kurze hypocotyle Glied, *i* das erste Internodium, *h* Hauptwurzel, deren Spitze *ws*.

Fig. 355. Fritillaria imperialis; *A* Längsschnitt der Zwiebel im November; *z z* di· verwachsenen Basalportionen der Zwiebelschalen (Niederblätter) *b b*; dieselben umschliessen einen Hohlraum *l l*, welcher durch das Abfaulen des Stammes leer geworden ist; in der Axel des innersten Zwiebelblattes ist die Ersatzknospe *k* entstanden, deren erste Blätter die neue Zwiebel bilden, deren Axe sich im nächsten Jahre zum Laub- und Blüthenstengel entwickelt; aus der Basis der jungen Zwiebel entspringt die Wurzel *w*, das Gewebe der alten Zwiebel durchbohrend. — *B* die Knospe in der jungen Zwiebel stärker vergrössert; *s* ihr Axenscheitel, *b* Blätter, *fv* Fibrovasalstränge, *g* ein Spiralgefäss.

in der verschiedensten Weise ausführen kann, dass also mit anderen Worten die morphologische Natur der Glieder einer Pflanze von ihrer Function unmittelbar nicht bestimmt wird, dass anderseits auch die Function eines Organes von seiner morphologischen Natur unmittelbar nicht abhängt; so zeigt sich z. B. dass die Haargebilde (Trichome) bald als schützende Hüllen (meist in Knospen), bald als Drüsen, bald als aufsaugende Organe (als Wurzelhaare), bald als ungeschlechtliche Fortpflanzungsorgane (bei den Farnen als Sporangien) u. s. w. auftreten;

so sind die Blätter gewöhnlich als chlorophyllreiche Assimilationsorgane ausgebildet, aber sie werden auch als schützende, chlorophyllfreie Hüllen für Winterknospen (bei den meisten einheimischen Holzpflanzen), als Reservestoffbehälter bei Keimpflanzen der Phanerogamen, oder bei den Zwiebeln benutzt; bei den Gefässkryptogamen produciren sie die Sporangien, die Geschlechtsorgane und ihre Hüllen sind bei den Phanerogamen eigenthümlich ausgebildete (metamorphosirte) Blätter; bei vielen dünnstengeligen Angiospermen verwandeln sich die Blätter in Ranken, um den dünnen Stamm an benachbarten Ranken emporzuziehen und zu befestigen; die Blätter der Nepenthen erzeugen an ihrer Spitze ein Anhängsel, das einen mit beweglichem Deckel versehenen, sich mit selbst ausgeschiedenem Wasser füllenden Krug darstellt, manche in den Blüthen enthaltene Blätter sind als Nectarien ausgebildet, also ihrer physiologischen Bedeutung nach Drüsen; nicht selten verwandeln sich die Blätter in holzige harte Dornen; in anderen Fällen sind sie für Reize empfindlich, beweglich u. s. w. — Die Axentheile sind in ihrer Ausbildung kaum minder mannigfaltig, bald schlingen sie um aufrechte Stützen, bald sind sie verholzt und können sich selbst aufrecht erhalten; bald bilden sie dünne, schwankende Halme, bald fleischige dicke saftige Massen (Cactus), oder rundliche, mit Reservestoffen gefüllte Knollen, oder sie werden zu Ranken (Vitis) oder Stacheln (Gleditschia); zuweilen nehmen sie die Form von Laubblättern an, wie bei Ruscus und Xylophylla u. s. w. — Weniger mannigfaltig sind die Adaptationen der Wurzeln; meist fadenförmig, dünn cylindrisch und mit Wurzelhaaren zur Aufsaugung des Wassers und der Mineralstoffe besetzt, werden sie knollige Reservestoffbehälter bei der Georgine; ihr Gewebe wird locker, lufthaltig und sie selbst Schwimmblasen ähnlich bei Jussiaea; sie erscheinen als blosse Haftorgane am Stamm des Epheu's, des Ficus repens u. a., oder sie verhalten sich ähnlich wie Ranken bei Vanilla aromatica; niemals aber erzeugen sie Sporangien oder Geschlechtsorgane.

Nach der vorhin gegebenen Definition der Zweckmässigkeit in der Organisation der Pflanzen kann man sich das Verhältniss der Adaptation zu der morphologischen Natur der Organe auch in der Weise klar machen, dass man zunächst den Zweck, d. h. das im Kampf ums Dasein günstigste Verhalten der Pflanzen ins Auge fasst und die Mittel beachtet, welche zur Erreichung dieses Zweckes benutzt, d. h. welche Glieder der Pflanze und mit welchen Metamorphosen dieselben dazu adaptirt werden. Einige Beispiele mögen auch diess erläutern [1].

Es ist offenbar für die Mehrzahl der Phanerogamen zweckmässig, d. h. im Kampf um das Dasein förderlich, dass sich ihr Stamm rasch zu einer gewissen Höhe emporrichtet, weil auf diese Weise die Bedingungen der Assimilation (Beleuchtung, Erwärmung) sehr vollkommen erfüllt und weil, was vielleicht noch wichtiger ist, die Blüthen leichter von fliegenden Insecten aufgefunden und die einen mit dem Pollen der anderen befruchtet werden; auch wo (wie bei vielen Coniferen u. a.) der leichte Pollen durch den Wind auf die weiblichen Pflanzen geführt wird, kann diess besser erreicht werden, wenn die Blüthen sich in grösserer Höhe über dem Boden befinden; endlich wird auf diese Art die Aussaat

1) Ich muss mich bei den Beispielen auf Angabe der wichtigsten Puncte beschränken; die Adaptationen sind meist so vielseitig und verwickelt, dass ihre ausführliche Darstellung schon bei einer Pflanze viel Raum erfordert.

der Samen ebenfalls durch den Wind, oder durch Vögel, welche die Früchte verzehren, oder die Fortschleuderung der Samen aus aufspringenden Früchten erleichtert. Dass zumal diese die Fortpflanzung vermittelnden Verhältnisse durch den aufrechten Wuchs der Stengel begünstigt werden, scheint besonders durch die grosse Zahl von Pflanzen bestätigt, die ihre Belaubung in einer bodenständigen Rosette ausbilden oder auf dem Boden hinkriechen, um erst vor der Entfaltung der Blüthenknospen einen rasch aufstrebenden Blüthenstengel zu bilden; noch auffallender tritt diess bei den unterirdisch vegetirenden und oberirdisch blühenden Humusbewohnern und Schmarotzern (Orobanchen, Neottia u. a.) hervor. — Diese und noch andere speciellere Zwecke des aufrechten Wuchses zugegeben, ist es nun von Interesse zu sehen, auf wie verschiedene Weise dieser eine Zweck bei verschiedenen Pflanzenarten erreicht wird. Bei vielen Stauden ist der sich erhebende Stamm durch hinreichende Festigkeit und Elasticität geeignet, die Last der Blätter, Blüthen, Früchte aufrecht zu tragen; wird er zufällig umgeworfen, oder muss er sich, vorher kriechend, erst erheben, so ist die Gewebespannung gross genug, um unter dem Einflusse der Schwerkraft ihn aufzurichten; die schwanken Halme der Gräser sind aber nicht selbst mit dieser Fähigkeit begabt, sondern das Basalstück jeder Laubblattscheide bildet einen dicken Ring Knoten, Fig. 356 *p*), dessen Gewebe lange Zeit wachsthumsfähig bleibt; wird der Halm vom Winde geknickt, oder liegt er in der Jugend auf der Erde, so geschieht die Aufrichtung dadurch, dass sich die nach abwärts gekehrte Seite des Knotens rasch und kräftig verlängert; es entsteht eine knieförmige Krümmung, durch welche der Gipfeltheil des Halms emporgerichtet wird. — Wenn der Stamm dagegen ausdauert und ein grosses Gewicht von Zweigen, Blättern und Früchten zu tragen hat, so würden derartige Mittel nicht mehr genügen, dann verholzt das Gewebe; nimmt das Gewicht der Krone jährlich zu, so wird auch der Stamm jährlich dicker (dicotyle Bäume und Coniferen); bleibt das Gewicht der Belaubung gleich, wie bei den Palmen, so bleibt auch der Stamm gleich dick. In solchen Fällen ist eine bedeutende Masse assimilirter Substanz nöthig, um den massiven festen Stamm zu bilden; in vielen anderen Fällen wird aber die Aufrichtung mit einem sehr geringen Aufwande von organischer Substanz erreicht, nämlich bei den kletternden, windenden, schlingenden Pflanzen, die sich in den verschiedensten Familien der Angiospermen finden[1]). Pflanzen mit windendem Stamm, wie der Hopfen, setzen im Allgemeinen die Existenz und Nachbarschaft anderer selbstständig aufrecht wachsender Pflanzen voraus, um welche sie sich winden; damit eine benachbarte Stützpflanze leichter und sicherer ergriffen werde, ist der dünne Stengel schlingender Pflanzen

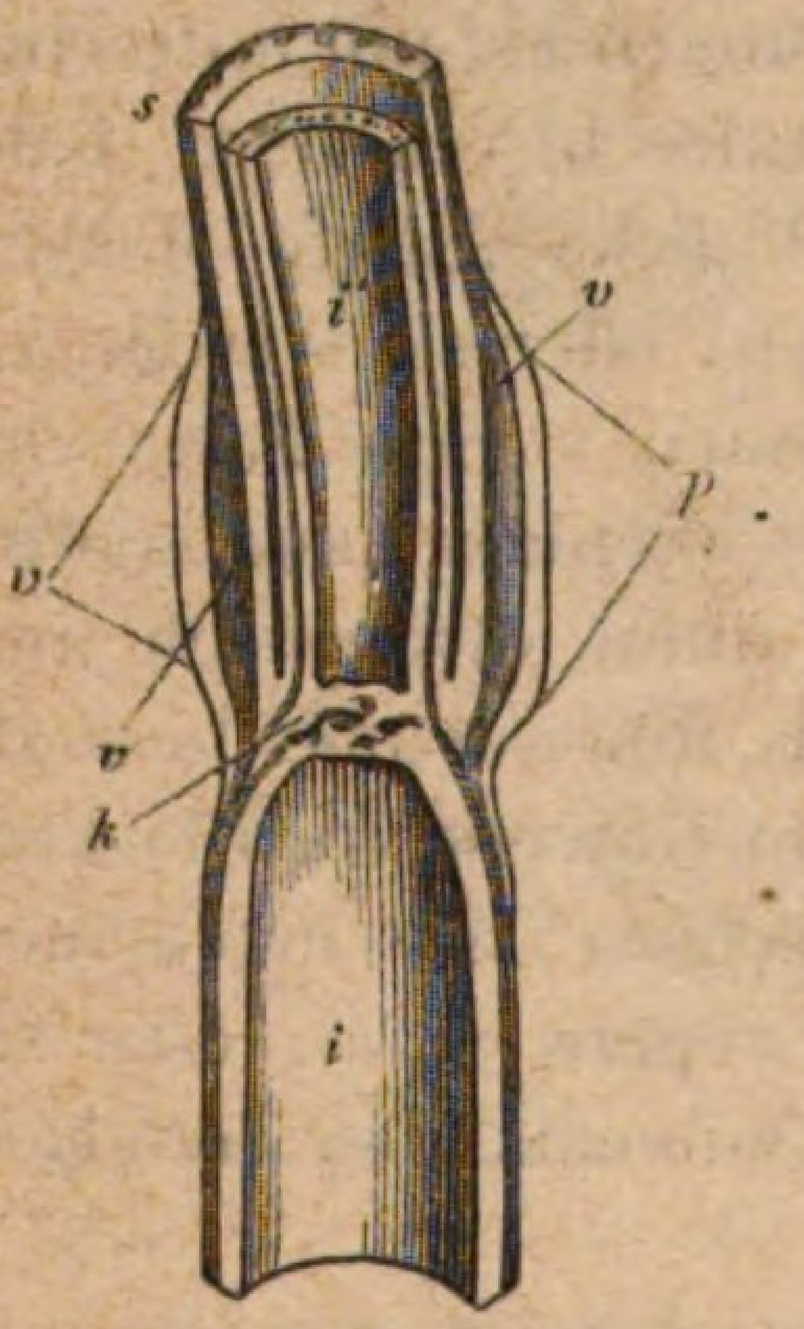


Fig. 356. Stengelknoten von Hordeum hexastichum im Längsschnitt; *i i* die Höhlungen im unteren und oberen Internodium, welche durch die Knotenplatte *k* getrennt sind; *s* Blattscheide, deren ringförmige Basis *p p* polsterartig angeschwollen ist und aus wachsthumsfähigem Gewebe besteht; *v* Fibrovasalstränge.

1) Ausführliches darüber in der bahnbrechenden Arbeit Mohl's: Ueber den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen, Tübingen 1827, und in der schönen Abhandlung Darwin's: On the movements and habits of klimbing plants in: the Journal of the linnean society, Loneon 1865, V. IX. (Deutsch in Flora, 1866).

mit rotirender Nutation (p. 513) ausgestattet, durch welche der überhängende Gipfeltheil im Kreise herumgeführt nnd gelegentlich an den Stengel einer aufrechten Pflanze angedrückt wird; dann tritt die Reizbarkeit des schlingenden Stengels in Action und das Winden be innt; da es aber Aufgabe des Windens ist, dass die Blätter, Blüthen und Früchte in der rechten Höhe über dem Boden sich entfalten, so besitzt der überhängende windende Gipfel eine hinreichende Gewebespannung, um unter dem Einflusse der Schwerkraft immer während des Windens schief nach oben gerichtet zu bleiben; so ist der Stengel gezwungen, aufwärts die Stütze zu umwinden, an horizontalen oder schief abwärts hängenden Zweigen der Stützpflanze geht er vorbei.

Auch die meisten mit Ranken versehenen Pflanzen sind, damit sie sich emporranken können, an die Nachbarschaft aufrechter Pflanzen gebunden; sie zeichnen sich durch eine ungemeine Sparsamkeit in Verwendung organischer Substanz für den Zweck des aufrechten Wuchses aus. Zuweilen, wie bei dem Weinstock, sind die Ranken Axengebilde, mit kleinen Blättchen besetzt und aus deren Axeln verzweigt; viel häufiger aber übernehmen Blattstiele (Clematis, Tropaeolum u. a.), oder die verzweigte, schmaltheilige Lamina (Fumaria), am häufigsten die metamorphosirten Gipfeltheile der Laubblätter (Pisum und andere Papilionaceen) die Function der Ranken, indem sie sich fadenförmig ausbilden; die morphologische Bedeutung der Ranken der Cucurbitaceen ist noch nicht ganz sicher gestellt, wahrscheinlich sind es aber metamorphosirte Zweige. — Die Ranken kommen nur bei Pflanzen vor, deren Stamm nicht im Stande ist, das Gewicht der Belaubung, Blüthen und Früchte aufrecht zu tragen; in der Gattung Vicia z. B. haben alle dünnstengeligen Arten Blattranken, bei der dickstämmigen, aufrechtwachsenden Vicia Faba aber sind diese rudimentär. — Die Aufgabe der Ranken ist es nun, sich um dünne Zweige und Blätter anderer benachbarter Pflanzen zu winden und so den emporwachsenden Gipfel des Stammes wie mit Tauen nach verschiedenen Seiten hin zu befestigen. Die Ausbildung der Ranken, d. h. die zweckentsprechende Ausstattung mit nützlichen Eigenschaften ist nun, wie Darwin gezeigt hat, eine nicht nur sehr verschiedenartige, sondern sie zeigt auch sehr verschiedene Grade der Vollkommenheit, ähnlich wie die windenden Stämme; manche Ranken leisten nur geringen Nutzen, zuweilen sind

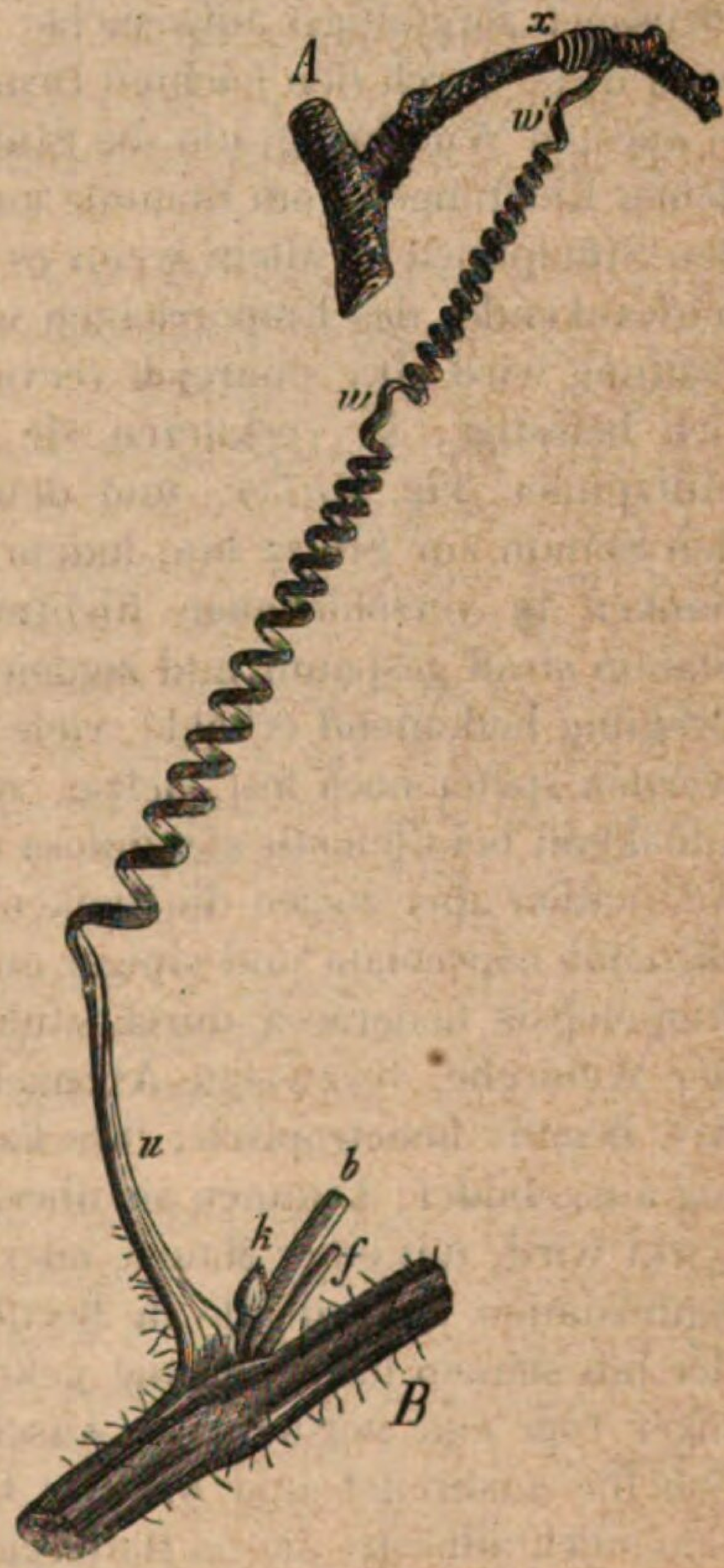


Fig. 357. Bryonia dioica; *B* ein Stammstück, aus welchem neben dem Blattstiel *b* und der Knospe *k* die Ranke entspringt, deren unteres Stück *u* steif (nicht rankenartig), deren oberes Stück *x* sich um einen Zweig *A* gewunden hat; der zwischen dem steifen Basalstück *u* und dem Stützpunct *x* liegende lange Mitteltheil der Ranke hat sich schraubig gewunden und dabei das Stammstück *B* entsprechend gehoben; *w* und *w'* die Wendepuncte der Schraubenkrümmung, über welche auf p. 514 gesprochen wurde.

sie mehr zur Aushilfe für einen schlecht windenden Stamm vorhanden (Bignonia-arten). Wo aber die Rankenpflanzen vollkommen adaptirt sind, da treffen verschiedene Eigenschaften in wunderbarer Weise zusammen, um diese Art der Adaptation zum Nutzen der Pflanze fast auf ein Maximum zu steigern; die Ranken stehen ausgestreckt nach verschiedenen Richtungen hin am fortwachsenden Gipfelspross; dieser macht rotirende Nutationsbewegungen, durch welche die Ranken in die verschiedensten Lagen kommen, aber diese selbst machen Nutationen, so dass sie innerhalb eines gewissen oft nicht kleinen Umkreises unzählige Lagen annehmen, wodurch sie fast nothwendig auf eine innerhalb dieses Umkreises liegende Stütze (Zweig, Blatt u. s. w.) treffen müssen; die Stütze wird sozusagen sorgfältigst aufgesucht; wird eine solche von einer Ranke berührt, so wird diese durch den leichten Druck zur Krümmung gereizt und windet sich fest in engsten Windungen um die Stütze; wenn mehrere Ranken diess in verschiedenen Richtungen vom Stamme aus thun, so hängt er nun schwebend zwischen den Stützpuncten; allein wenn es dabei bliebe, so wäre die Befestigung eine sehr schwankende, das Emporrichten würde nur langsam stattfinden; die ganze Einrichtung wird aber sinnreich vervollständigt; haben die Ranken mit ihren Enden sich befestigt, so verkürzen sie die Entfernung zwischen ihrem umwundenen Stützpunct (Fig. 357 x) und dem Stamm, aus dem sie entspringen, sie ziehen den Stamm zur Stütze hin, indem sie sich schraubig drehen; thun diess mehrere Ranken in verschiedenen Richtungen, so wird der zwischen ihnen hängende Stamm straff gespannt und zugleich wird die Haltbarkeit der Ranken durch diese Drehung bedeutend erhöht; viele Ranken, zur Zeit ihrer Reizbarkeit sehr zart, werden später noch fest, holzig, manche verdicken sich auch beträchtlich (sehr auffallend bei Clematis glandulosa und Solanum jasminoides). Die überraschendste Adaptation aber zeigen die Ranken des wilden Weins (Ampelopsis hederacea), der Bignonia capreolata und einiger anderen Pflanzen. Am vollständigsten ist sie bei Ampelopsis hederacea durchgeführt. Die Ranken dieser Pflanze sind, wie bei der Weinrebe, verzweigte Axengebilde, und in weit höherem Grade, als bei jener Art, negativ heliotropisch; ihre Fähigkeit, um dünne Stützen zu winden, ist wenig ausgebildet; kommen sie aber, was durch den negativen Heliotropismus bewirkt wird, mit einer Mauer, oder im wilden Zustande mit einer Felswand, einem Baumstamm und dergl. in Berührung, so bildet sich an jedem Rankenzweig, der mit seinem hackenförmig gekrümmten Ende die Stütze berührt, im Lauf weniger Tage eine polsterartige Anschwellung, die sich später zu einer flachen rothen Scheibe ausbreitet und mit der Oberfläche der Stütze innig verwächst; wahrscheinlich adhärirt dieses Haftorgan zunächst vermöge einer dünnen Schicht klebrigen, ausgeschiedenen Saftes; die Befestigung an der Stütze wird aber vorwiegend dadurch bewirkt, dass die Haftscheibe in alle Vertiefungen des Stützpunctes eindringt, die kleinen Erhabenheiten umwächst; nachdem diess stattgefunden hat, wird die ganze Ranke dicker; sie zieht sich schraubig zusammen, wodurch der Stammtheil, aus dem sie entspringt, zu der Mauer, Felswand u. s. w. hingezogen wird; alsdann verholzt sie und die Festigkeit ihres Gewebes, das Anhaften der Haftscheibe ist so bedeutend, dass nach Darwin eine mit fünf Haftscheiben versehene mehrere Jahre alte Ranke zehn Pfund tragen konnte, ohne selbst zu zerreissen und ohne dass die Haftscheibe sich von der Mauer ablöste. Da ein aufwärts wachsender Spross zahlreiche Ranken bildet, so ist diese Anheftung an

die flache Stütze eine sehr wirksame und geeignet, das jährlich zunehmende Gewicht des verholzenden und sich verdickenden Stammes zu tragen; die Pflanze erklimmt auf diese Weise Mauern und Dächer von mehr als hundert Fuss hohen Gebäuden. Sehr interessant ist die Thatsache, dass solche Ranken der Ampelopsis, welche die zu erklimmende Mauer, Felswand u. s. w. nicht berühren, nach einiger Zeit absterben und zu dünnen Fäden zusammentrocknen, die dann abfallen; eine Haftscheibe wird ohne Berührung mit der Stütze nicht gebildet. Damit nun aber diese merkwürdigen Ranken leichter mit der zu erklimmenden Wand in Berührung kommen, ist der aufrecht wachsende Spross selbst kaum positiv heliotropisch, da er durch diese Eigenschaft sich und seine Ranken von der Stütze entfernen würde; die Gewebespannung des jungen Sprosses, die dem Heliotropismus so wenig zugänglich ist, reicht dagegen hin, ihn unter dem Einflusse der Schwerkraft aufzurichten, ohne diese Eigenschaft des Sprosses hätte die ganze Einrichtung der Ranken keinen Zweck.

Ganz äusserlich betrachtet, hat die Art, wie der wilde Wein an Felsen, Mauern, dicken Bäumen emporklimmt, eine gewisse Aehnlichkeit mit dem Klettern des Epheu's; allein factisch sind beide ganz verschieden adaptirt; es wurde schon p. 515 gezeigt, wie durch den negativen Heliotropismus die belaubten Epheuzweige an die Stütze angedrückt werden; wie der Gipfel des Zweiges anfangs schwach positiv heliotropisch ist und sich mit einer schwachen Convexität der Stütze dicht anlegt, an dieser angedrückten Stelle entstehen später die Reihen der Haftwurzeln (nicht in Folge des Druckes, denn sie kommen auch an frei hängenden Zweigen zum Vorschein), die mit den Unebenheiten der Rinde des Baumes oder der Felswand, welche als Stütze dient, innig verwachsen und so den Epheustamm befestigen. Andere schwachstengelige Pflanzen erreichen den Zweck, ihre assimilirenden und fertilen Sprosse emporzuheben durch anscheinend viel einfachere Mittel; so die Brombeeren, Rosen, manche klimmenden Palmen (Calamus) u. s. w., deren lange Triebe sich über benachbarte Pflanzen hinlegen, sich von diesen tragen lassen, wobei ihnen hakenförmige Stacheln u. dergl. zu Hilfe kommen.

Für viele Pflanzen ist es im Kampf um die Existenz nützlich, dass sie den einmal occupirten Platz im Boden hartnäckig festhalten, ohne dass sie desshalb wie die Bäume und Sträucher grosse Holzmassen zu bilden brauchen; sie perenniren unterirdisch und senden in jeder Vegetationsperiode einzelne Sprosse hinauf an's Licht und in die freie Luft, um dort zu assimiliren, zu blühen und die Samen auszustreuen. Das Perenniren unterirdischer Theile hat den Vortheil, dass die Pflanze, obgleich sie nur zu bestimmten Jahreszeiten assimilirt, und wächst, doch nicht nöthig hat, jährlich einen neuen Standort zur Keimung ihrer Samen zu suchen, wie die annuellen; durch Ansammlung der Reservestoffe unter der Erde erstarkt die Pflanze, sie bildet ihre Knospen unterirdisch so weit aus, dass sie dann zur rechten Zeit rasch emporwachsen können auf Kosten eines reichlichen Vorraths von Reservestoffen. Mit grosser Kraft treten die Triebe in jedem Jahr hervor, während bei der annuellen Pflanze jährlich zahlreiche schwache Samenkeime zu Grunde gehen, bevor einige unter ihnen die Stärke erreichen um sich vor der Verdunkelung und Verdumpfung durch die Nachbarn zu schützen. Die unterirdisch perennirenden Pflanzen haben vor Allem aber die Fähigkeit, grossem und langem Frost, den heftigsten Temperaturschwankungen zu widerstehen, weil

diese in der Tiefe sich nur langsam geltend machen; daher gehören so viele Alpenpflanzen und Polarpflanzen in diese Kategorie; sie können auch Orte bewohnen, die viel zu trocken sind, um die Keimung annueller Pflanzen zu sichern, weil in der Tiefe die Feuchtigkeit sich länger hält; und zahlreiche andere Vortheile liessen sich nennen, die bei den annuellen jährlich aus Samen sich entwickelnden Arten natürlich durch andere Adaptationen aufgewogen werden.

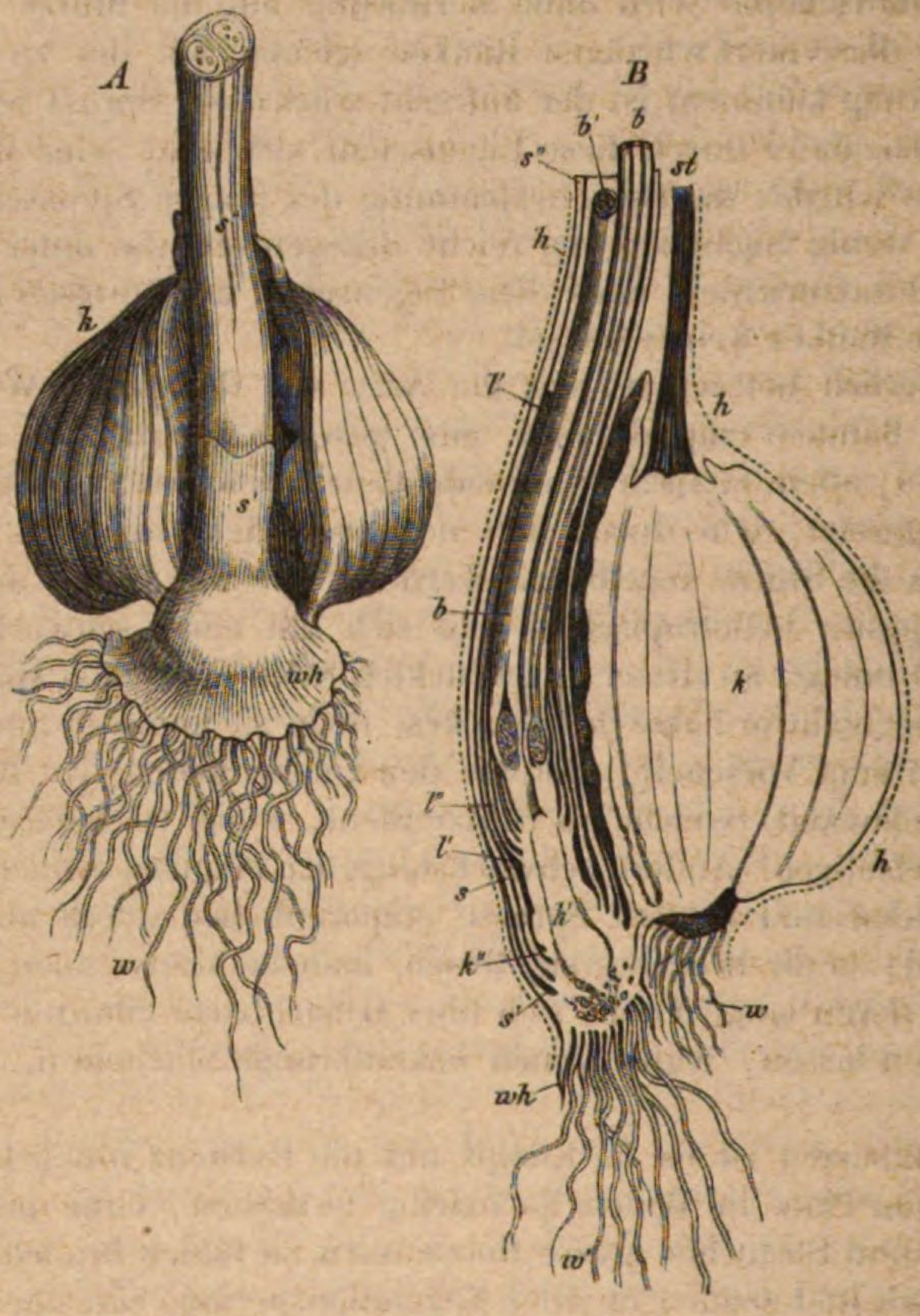


Fig. 358. Colchicum autumnale, die unterirdischen Theile einer blühenden Pflanze; *A* von vorn und aussen gesehen; *k* die Knolle, *s'* und *s''* Niederblätter, welche den Blüthenstengel umhüllen, *wh* dessen Basis, aus welcher die Wurzeln *w* hervortreten. *B* Längsschnitt des vorigen (Ebene des Schnitts senkrecht auf dem Papier); *h h* eine braune Haut, welche alle unterirdischen Theile der Pflanze umhüllt; *st* der vorjährige Blüthen- und Laubstengel, er ist abgestorben und nur seine zur Knolle *k* angeschwollene Basalportion noch als Reservestoffbehälter für die neue, jetzt eben blühende Pflanze vorhanden; die letztere ist ein Seitenspross aus der Basis der Knolle *k*, sie besteht aus der Axe, aus deren Basis die Wurzeln *w'* kommen und deren mittleres Stück *k'* im nächsten Jahr zur Knolle anschwillt, während die alte Knolle *k* schwindet; die Axe trägt die Scheidenblätter *s*, *s'*, *s''*, die Laubblätter *l'*, *l''*; in den Axeln der obersten Laubblätter stehen die Blüthen *b*, *b'*, zwischen denen die Axe selbst frei endigt. Die Laubblätter sind zur Blüthezeit noch klein, sie treten im nächsten Frühjahr sammt den Früchten über die Erde hervor, das Axenstück *k'* schwillt alsdann zur neuen Knolle auf, an welcher sich die Axelknospe *k''* zur neuen blühbaren Pflanze entwickelt, während die Scheide des untersten Laubblattes zu der umhüllenden braunen Haut sich umbildet.

Das Perenniren unter der Erde wird nun in der mannigfaltigsten Weise erreicht; bald sind es dünne unterirdisch hinkriechende Sprosse in denen sich die Reservestoffe ansammeln und die zur bestimmten Zeit selbst über die Erde hervortreten, wie bei vielen Gräsern, oder deren Seitenknospen die Laubstengel entwickeln, wie bei den Schachtelhalmen, oder es sind dicke robuste Stämme, deren

Sprosse jährlich an demselben Platz erscheinen; derartige unterirdisch vegetirende Stämme mit kleinen Blättern und meist zahlreiche Wurzeln, werden Rhizome genannt. In manchen Fällen erneuert sich die ganze Pflanze jährlich; die im Vorjahr vorhandenen Theile sterben sämmtlich ab und es vollzieht sich unterirdisch eine völlige Verjüngung des Individuums; bei der Kartoffel und Helianthus tuberosus bleiben nur die knollig angeschwollenen Gipfeltheile der unterirdischen Seitensprosse für's nächste Jahr übrig, der ganze diessjährige Stock verschwindet; bei vielen unserer einheimischen Orchideen findet die Verjüngung in der p. 178 dargestellten Weise statt; einen der interessantesten Fälle der jährlichen Erneuerung bietet Colchicum autumnale dar, worüber die Erklärung zu Fig. 358 zu vergleichen ist. In diesen Fällen (mit Ausnahme der Orchideen) sind es unterirdische Axentheile, in denen sich die Reservenahrung ansammelt; in anderen Fällen sammelt sie sich in den anschwellenden Wurzeln, die mit einem unterirdischen Theil des Stammes, der die Ersatzknospen trägt, in Verbindung bleiben, so bei dem Hopfen, der Dahlia, der Zaunrübe. Bei den Zwiebeln dagegen sammelt sich die Reservenahrung in den Blättern (Zwiebelschalen), welche die entwickelungsfähigen Knospen umgeben; oft sind es besonders ausgebildete Niederblätter (z. B. Fig. 355), bei Allium Cepa dagegen sind es die Basaltheile der Laubblattscheiden, in denen sich die Reservenahrung sammelt und welche den Winter überdauern, nachdem die oberen Theile derselben Blätter abgestorben sind (vergl. Fig. 330 p. 449).

Auf die mannigfaltigen Einrichtungen, die den Zweck verfolgen, die Selbstbefruchtung der Pflanzen ganz oder theilweise zu verhindern, um durch das sexuelle Zusammenwirken verschiedener Individuen eine kräftigere und zahlreichere Nachkommenschaft zu erzielen, wurde schon im vorigen Kapitel hingewiesen, und einige Fälle an Beispielen erläutert. So wie die äussere Form, Grösse, Farbe, Stellung, Bewegung der Blüthentheile fast überall wesentlich darauf berechnet ist, die Uebertragung des Pollens von einer Blüthe auf die andere, meist durch Insecten, zu ermöglichen, oft auch die Selbstbestäubung unmöglich zu machen, wie daraus eine grosse Verschiedenheit selbst solcher Blüthenformen, die nach einem und demselben morphologischen Typus gebaut sind, hervorgeht, so sind die Eigenschaften der reifen Samen und Fruchthüllen, nicht minder darauf berechnet[1], die Aussaat zu vermitteln; morphologisch ganz ähnliche Früchte können desshalb physiologisch ganz verschiedene Eigenschaften annehmen und morphologisch sehr verschiedene Formen durch ihre Adaptation an die Bedingungen der Aussaat einander ähnlich werden. Was die Insecten für die Befruchtung der dichogamen, diclinen, heterostylen und vieler anderer Blüthen leisten, das thun die Vögel bei der Aussaat vieler Samen, die in fleischigen, nahrhaften Fruchthüllen verborgen sind; in manchen Fällen ist eine Aussaat, anders als durch Vögel, welche die Beeren geniessen, kaum denkbar, wie bei der Mistel. Trockene Früchte oder Samen, die aus trockenen Früchten fallen, sind oft mit Flugapparaten versehen, deren morphologische Bedeutung die allerverschiedenste sein kann; die Flügel am Samen der Abiesarten sind eine oberflächliche Gewebeschicht

1) Dass diese Ausdrucksweise bei dem hier vertretenen Standpunct nur einen metaphorischen Sinn hat und nur der Bequemlichkeit wegen gebraucht wird, bedarf wohl kaum besonderer Erwähnung.

der Samenschuppe, die am Samen von Bignonia muricata entstehen aus dem Integument der Samenknospe, die Flügel der nicht aufspringenden Früchte von Acer, Ulmus sind Auswüchse des Pericarps; die Haarkrone am Samen der Asclepias syriaca leistet offenbar ähnliche Dienste, wie der Pappus vieler Compositen, der einer Metamorphose des Kelchs entspringt; in diesen Fällen ist es darauf abgesehen, dass der Wind die Samen der Früchte forttrage, in anderen Fällen werden grössere Thiere wider ihren Willen dazu gebraucht, indem sich die hakigen oder rauhen Früchte ihnen anhängen und anderwärts abfallen u. s. w.

Es würde sofort mehrere Druckbogen erfordern, wollte ich diese Verhältnisse auch nur an einigen Beispielen vollständiger beleuchten; es kann hier, in Ermangelung des Raumes aber um so eher davon abgesehen werden, als der Leser, der einmal auf das Princip aufmerksam gemacht ist, leicht durch eigene Betrachtung zahlreiche derartige Thatsachen constatiren und Beziehungen der Organisation zu den Lebensbedingungen und zum Kampf um das Dasein auffinden wird, wobei er nur auf die im zweiten Buch dargestellten morphologischen Verhältnisse zu achten hat.

Manche Einrichtungen an Pflanzen haben etwas ungemein Auffallendes durch das Zusammentreffen der verschiedensten Eigenschaften zur Erreichung eines ganz bestimmten nur gewissen specifischen Lebensverhältnissen entsprechenden Zweckes, so die Ausstattung der Ampelopsis zum Emporklimmen an senkrechten Wänden, die Einrichtung der Blüthe von Aristolochia Clematitis (p. 588), das Aufspringen der Früchte von Momordica elaterium und tausend andere Vorkommnisse. Derartige exquisite Fälle sind gewöhnlich durch zahlreiche und verschiedenartige Uebergänge oder Mittelformen mit den gewöhnlichen Vorkommnissen oder selbst mit anderen extremen Fällen verbunden; diese Uebergangsbildungen wurden von Darwin für die Schling- und Kletterpflanzen und für die Befruchtung der Orchideen in seinen schon genannten Schriften, für die Befruchtung der Salviaarten von Hildebrand i. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. IV. 1865 ausführlich beschrieben.

§ 19. **Die Descendenztheorie.** Die in den vorhergehenden Paragraphen mehr angedeuteten als dargestellten Thatsachen und Folgerungen sind die Grundlage der Descendenztheorie; dieselbe besteht in der Annahme, dass die verschiedensten Pflanzenformen in einem ähnlichen Verhältniss zu einander stehen, wie die fortgebildeten Varietäten einer Stammform zu dieser und untereinander; sie nimmt an, dass die verschiedenen Arten einer Gattung fortgebildete Varietäten einer Stammform sind, dass ebenso die verschiedenen Gattungen einer Familie ihre gemeinsamen Eigenschaften ihrer Abstammung von einer und derselben, älteren Stammform, ihre Verschiedenheiten aber der Variation und Accumulation neuer Eigenschaften der Nachkommen in langen Generationsreihen verdanken; die Descendenztheorie geht noch weiter und nimmt dieselbe gegenseitige Verwandtschaftsbeziehung zwischen den verschiedenen Familien einer Klasse, zwischen den verschiedenen Klassen einer Gruppe und endlich zwischen den verschiedenen Gruppen unter einander an. Die Descendenztheorie betrachtet die Variation bei der Fortpflanzung als die Ursache aller Verschiedenheit der Pflanzen, die Erblichkeit der Varietäteigenschaften als die Ursache der Uebereinstimmung, welche auch zwischen den verschiedensten Pflanzenformen herrscht; das was wir das gemeinschaftliche Wachsthumsgesetz einer Klasse, oder auch wohl ihren Typus nennen, verdanken alle Pflanzen dieser Klasse ihrer Abstammung von einer Stammform (Architypus, Darwin); was man seit langer Zeit als Verwandtschaft der Pflanzenformen in einem bloss metaphorischen Sinne bezeichnet, ist demnach

für die Descendenztheorie eine wirkliche Verwandtschaft, Blutsverwandtschaft in den verschiedensten Graden; die Verschiedenheiten sind im Laufe sehr langer Zeiten, d. h. durch sehr zahlreiche Generationen dadurch entstanden, dass die Nachkommen desselben Architypus fortfuhren zu variiren, dass verschiedene Nachkommen in verschiedener Weise variirten, dass die verschiedenen Varietäten unter verschiedenen klimatischen Bedingungen, besonders aber unter den verschiedenen Bedingungen, welche der Kampf um das Dasein darbot, ihre Verschiedenheiten immerfort steigerten und steigern mussten um existenzfähig zu bleiben, während zahllose Varietäten, Species, Gattungen nach und nach zu Grunde gingen, weil sie für den Kampf um das Dasein unter neuen Verhältnissen, wie sie die geologischen Veränderungen und das Auftreten anderer besser adaptirter Arten mit sich brachten, nicht genügend ausgerüstet waren.

Ihre wissenschaftliche Berechtigung gewinnt die Descendenztheorie dadurch, dass sie allein im Stande ist, alle gegenseitigen Beziehungen der Pflanzen unter einander, ihre Beziehungen zu dem Thierreich und zu den Thatsachen der Geologie und Palaeontologie, ihre Vertheilung auf der Erdoberfläche zu verschiedenen Zeiten u. s. w. auf sehr einfache Weise zu erklären, indem sie keine anderen Voraussetzungen braucht, als die Variation mit Erblichkeit und den beständigen Kampf um das Dasein, welcher nur die mit nützlichen Eigenschaften hinreichend ausgerüsteten Formen bestehen lässt, die anderen eher oder später vernichtet; beide Voraussetzungen aber sind Thatsachen. In der Descendenztheorie ist nur eine Hypothese, d. h. nur eine Voraussetzung, die sich nicht unmittelbar als Thatsache beweisen lässt, enthalten, nämlich die Annahme, dass der Betrag der Variation ein beliebig grosser in beliebig langer Zeit werden könne. Da nun aber die Descendenztheorie, in welcher diese Hypothese involvirt ist, hinreicht, die Thatsachen der Morphologie und Adaptation zu erklären und da keine andere wissenschaftliche Theorie dieses leistet, so ist damit auch die Berechtigung der genannten Hypothese erwiesen.

Die Descendenztheorie lässt es begreiflich erscheinen, wie die Pflanzen zu ihrer ausserordentlich zweckmässigen Ausrüstung für den Kampf um's Dasein gelangt sind; der Kampf um's Dasein selbst hat sie so ausgerüstet, indem er unter den neuentstandenen, mit verschiedenen Talenten begabten Varietäten immer nur die bestehen und sich fortpflanzen liess, welche für das Klima und die Concurrenz der Mitbewerber, gegen die Angriffe der Thiere, u. s. w. am besten ausgestattet waren; so mussten aus schwachen, unmerklichen Anfängen nach und nach durch Accumulation nützlicher Eigenschaften Adaptationen sich entwickeln, die das Werk sorgfältigster, umsichtigster Berechnung und Ueberlegung zu sein scheinen.

Die Thatsache, dass morphologisch gleichartige Glieder für die verschiedensten Functionen ausgerüstet sind, wird erklärlich, wenn man bedenkt, dass die morphologischen Verhältnisse im Aufbau der Pflanzen eben diejenigen sind, welche am sichersten auf die Nachkommen sich vererben, weil sie für den Kampf um's Dasein entweder bedeutungslos sind, wie die Gesetze der Blattstellung, oder weil sie bei den verschiedensten Lebensverhältnissen sich als nützlich erweisen, wie die Gliederung in Stamm, Blatt, Wurzel, die Differenzirung in verschiedene Gewebesysteme u. s. w., durch welche die Theilung der physiologischen Arbeiten, die Erwerbung mannigfaltigster Eigenschaften für den Kampf um's Dasein

erleichtert wird. Die Thallophyten, Characeen und Lebermoose zeigen, dass diese Differenzirungen, diese morphologischen Gliederungen anfangs, bei den niedersten, ersten Pflanzen nicht dawaren, dass sie sich nach und nach entwickelten; als sie aber einmal ausgebildet waren, wurden sie bei weiteren Variationen festgehalten, weil sie niemals ein Hinderniss, wohl aber oft ein Vortheil für die Adaptation waren.

Die strenge Erblichkeit morphologischer Verhältnisse führt zu einer der merkwürdigsten Erscheinungen, zur Erzeugung von Gliedern ohne Function; es kam offenbar vor, dass erbliche Eigenschaften unter neuen Lebensverhältnissen der Nachkommen keine Verwendung mehr fanden, weil die betreffenden physiologischen Bedürfnisse der Pflanzen durch andere Mittel, durch veränderte Adaptationen gedeckt wurden. Dahin gehören z. B. die zuweilen vorkommenden Rudimente eines fünften Staubblattes bei den Labiaten, die mikroskopisch kleinen Blättchen an den wurzelähnlichen Sprossen von Psilotum, die Bildung des Endosperms im Embryosack vieler Dicotylen, deren Embryo später so stark wächst, dass er das Endosperm verdrängt, während er sich mit Reservestoffen füllt, die sonst das Endosperm der Keimpflanze darbietet; am auffallendsten ist aber das Verhalten der chlorophyllfreien Schmarotzer und Humusbewohner, die sich in verschiedenen Pflanzenabtheilungen vorfinden und deren nahe Verwandte chlorophyllhaltige grosse oder zahlreiche grüne Blätter bilden, während jene zwar Blätter in morphologisch ähnlicher Weise erzeugen, die aber weder grün noch gross sind, zuweilen bis zum Unkenntlichen verkümmern; die Descendenztheorie wird nicht anstehen zu behaupten, dass die chlorophyllfreien Schmarotzer und Humusbewohner die veränderten Nachkommen chlorophyllhaltiger, belaubter Vorfahren sind, die sich nach und nach angewöhnten, die assimilirten Nährstoffe anderer Pflanzen oder die brauchbaren Zersetzungsproducte derselben aufzunehmen und je mehr sie das thaten, desto überflüssiger wurde für diese Pflanzen die eigene Assimilation, damit wurden die grünen Blätter bedeutungslos, das Chlorophyll derselben hörte auf sich zu bilden; die chlorophyllfreien Blätter aber hatten für die neue Pflanzenform wenig oder keinen Nutzen und so wurde auf ihre Ausbildung möglichst wenig Substanz aufgewendet, sie wurden also mit zunehmender Ausartung immer kleiner.

Vom Standpunct der Descendenztheorie aus gesehen, stellt das natürliche Pflanzensystem die Verwandtschaft, d. h. die Abstammungsverhältnisse der Pflanzen dar; eine Species besteht aus allen Varietäten, die aus einer Stammform zuletzt hervorgingen, eine Gattung besteht aus allen Species die aus einer älteren Stammform entstanden und im Lauf der Zeiten sich weiter differenzirten, eine Familie umfasst die Gattungen, die aus einer noch älteren Stammform durch Variation hervorgingen, die gemeinsame Stammform für die Klassen einer Gruppe gehört einer noch älteren Vergangenheit und schliesslich muss es einen Anfang gegeben haben, wo die ersten Pflanzen den Anfang der ganzen Entwickelungsreihe machten und durch ihre variirenden Nachkommen die Urtypen der späteren Formen wurden. — Die im II. Buch ausführlicher dargestellten Verwandtschaftsbeziehungen der Klassen und Gruppen des Pflanzenreichs könnte man durch Linien versinnlichen, die sich den Verwandtschaften entsprechend an einander anschliessen; man würde so ein System sich schneidender und divergirender Linien erhalten, ähnlich einem unregelmässig ausgebildeten Verzweigungssystem. Man

würde bei dieser Construction von den niedersten Algen ausgehend verschiedene Linien (Abstammungsreihen) nach den verschiedenen höchst entwickelten Algen hinziehen müssen; von den Siphoneen aus würde sich ein Zweig abbiegen, der mit den Phycomyceten beginnt und selbst mannigfach verzweigt zu den verschiedenen Pilzformen hinführt; an eine höhere Algenabtheilung würde sich eine Linie anschliessen, die uns die Characeen repräsentirt, und in deren Nähe würde ein anderer Ast abbiegen der, in zwei Zweige spaltend die Muscineen (Lebermoose und Laubmoose) darstellt; in derselben Gegend könnte sich die Linie ansetzen, welche uns die Stammeltern der Gefässkryptogamen vorführt und aus diesem Aste des Stammbaums würden die Farne, Equiseten, Ophioglosseen, Rhizocarpeen und Lycopodiaceen als vielfach verzweigte Aeste hervorgehen; da, wo der Ast für die heterosporen Gefässkryptogamen entspringt, würden auch wohl die Stammformen der Phanerogamen liegen, die mit den Cycadeen beginnend sich weiter verzweigen und die Coniferen, Monocotylen und Dicotylen erzeugen. Vieles ist in diesem Schema noch unbestimmt; aber je weiter die Forschung an der Hand einer strengeren Methode und im Licht der Descendenztheorie fortschreitet, desto mehr wird es gelingen, den Stammbaum zu vervollständigen ihn zu einem klaren Bilde zu gestalten.

Die Descendenztheorie verlangt, dass die verschiedenen Pflanzenformen zu verschiedenen Zeiten entstanden sind, dass die Urformen der einzelnen Klassen und Gruppen früher dawaren, als die abgeleiteten, und die palaeontologischen Forschungen, obgleich sie nur über sehr ungenügendes Material verfügen, entsprechen dieser Forderung.

Ebenso ist es eine nothwendige Consequenz der Descendenz, dass jede Pflanzenform an einem bestimmten Orte zuerst entstand und dass sie sich von dort nach und nach weiter ausbreitete, dass sie im Lauf der Zeiten wanderte; dass ihre Wanderung von klimatischen Verhältnissen, der Concurrenz der Mitbewerber abhing, dass sie auf Hindernisse stiess oder Transportmitteln begegnete, durch die sie sich rascher ausbreiten konnte. Die Pflanzengeographie hat bereits für manche Formen die Orte auf der Erdoberfläche bestimmt, von denen ihre Verbreitung und Wanderung ausging (Verbreitungscentra), sie hat gezeigt, wie die Verbreitung bald durch das Klima, bald durch Gebirgszüge, bald durch Meere verhindert wird, wie später entstandene Inseln sich von benachbarten Continenten aus mit Pflanzen bevölkerten, die zu Stammformen neuer Arten wurden [1]), wie manche Arten, auf einem für sie neuen Boden (z. B. europäische Pflanzen in Amerika, und umgekehrt) zuweilen den Kampf um's Dasein mit den dort einheimischen Arten siegreich aufnahmen und sich enorm vermehrten; es gelingt sogar, in der Vertheilung der gegenwärtig existirenden Pflanzen, z. B. der Alpenpflanzen die Wirkungen der letzten grossen geologischen Veränderungen, des Eintritts und Wiederverschwindens der Eiszeit und früherer Epochen, noch zu erkennen.

Wenn man bedenkt, wie viele Generationen unsere Culturpflanzen durchlaufen müssen, bevor ein erheblicher Betrag von neuen Eigenschaften an ihren Varietäten sichtbar wird, wie lange es oft dauert, bevor die neuen Eigenschaften erblich werden, und wenn man bedenkt, wie ausserordentlich gross die Verschie-

1) Vergl.: Ueber die Flora oceanischer Inseln von Kny (Zeitschr. der Ges. für Erdkunde in Berlin. 1867).

denheiten der erblichen Eigenschaften der Pflanzen sind, so kommt man zu dem Schluss, dass seit dem Erscheinen der ersten Pflanzen auf der Erde eine undenkbar lange Zeit vergangen sein muss; aber auch die Geologie und die Physik des Erdkörpers verlangt derartige Zeiträume zur Erklärung anderer Thatsachen und auf einige Millionen von Jahren mehr oder weniger kommt ohnehin nichts an, wenn es sich um Erklärung solcher Thatsachen handelt, die erst im Laufe der Zeit sich bis zu einem gegebenen Betrage steigern können.

Die ersten Anfänge der Descendenztheorie, die ebenso für das Thierreich, wie für das Pflanzenreich gilt, finden sich bei Lamarck am Anfang dieses Jahrhunderts (Zoologie philosophique 1809), sie wurde später von Geoffroy St. Hillaire vertheidigt, hat sich aber erst durch Darwins Werk: on the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life (London 1860) derart Bahn gebrochen, dass sie fortan als ein integrirender Theil der Wissenschaft bestehen wird. Darwins grosses Verdienst ist es, den Kampf um's Dasein, den alle lebenden Wesen zu kämpfen haben, als Thatsache festgestellt und seine Wirkung auf die Zerstörung oder Erhaltung neuer Varietäten, dargethan zu haben; erst durch den Kampf um's Dasein ist das treibende Princip erkannt, die Descendenztheorie befähigt worden, das grosse Problem zu lösen, warum morphologisch gleichartige Organismen so verschiedene Anpassungen haben und umgekehrt; zu zeigen, wie überhaupt die Zweckmässigkeit in der Organisation und zugleich die verwandtschaftlichen Beziehungen der Pflanzen unter einander sich erklären lassen. Darwin betrachtet die »natürliche Auswahl«, welche der Kampf um's Dasein bewirkt, als die einzige Ursache der steigenden Differenzirung der variirenden Pflanzen; er geht von der Ansicht aus, dass jede Pflanze nach allen Richtungen hin variirt, ohne irgend eine bestimmte Tendenz, sich nach irgend einer bestimmten Richtung weiter auszubilden; er überlässt es dem Kampf um's Dasein allein, einer oder einigen Varietäten unter den unzähligen, die sich bilden, die weitere Existenz zu sichern und ist überzeugt, dass auf diese Weise nicht nur eine vollständige Adaptation der neuen Formen zu Stande kommt, sondern auch die morphologische Gliederung sich immer weiter fortbildet. Nägeli[1]) nimmt dagegen an, dass schon in jeder Pflanze selbst die Tendenz liege, nach einer bestimmten Richtung hin zu variiren, die morphologische Differenzirung zu steigern, oder wie man es gewöhnlich nennt, sich zu vervollkommnen; die grossen rein morphologischen Verschiedenheiten der Pflanzenklassen und kleinerer Abtheilungen könnten dann diesem inneren Trieb zu höherer und verschiedenartiger Differenzirung ihr Dasein verdanken, während der Kampf um die Existenz die Adaptation der einzelnen Formen bewirkt. — Es lassen sich schwerwiegende Gründe für und wider beibringen, ich glaube aber dass es bei dem jetzigen Stand der Wissenschaft noch unthunlich ist, sich für oder wider Nägeli's Annahme zu entscheiden; die grossen Leistungen der Descendenztheorie bleiben im einen wie im anderen Fall bestehen, denn die Ansicht Nägeli's schliesst die Darwins nicht aus, sondern diese schliesst jene als einen specielleren Fall in sich ein.

Die ersten und einfachsten Pflanzen hatten keine Eltern, sie entstanden durch Urzeugung; ob diess nur einmal stattfand, ob gleichzeitig nur eine oder zahlreiche Urpflanzen sich bildeten und im letzteren Fall zu verschiedenen Entwickelungsreihen Anlass gaben, ob, wie Nägeli annimmt, zu jeder Zeit und noch jetzt Urzeugung stattfindet und durch diese der Anfang neuer Entwickelungsreihen gegeben wird, sind Fragen, die jedenfalls gelöst werden müssen, die wir hier aber offen lassen.

1) Nägeli: »Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art« (München 1865).

Register.

Abgeleitete Bastarde 596.
Abies 411, 427.
Abietineen 426, 428.
Abortus 460.
Absorbirte Nährstoffe 537.
Acacia 436, 453.
Acanthaceen 492.
Accomodation 611.
Acarospora 256.
Acer 441.
Acerineen 495.
Acetabularia 208.
Achaene 472.
Achillea 609.
Achlya 12, 13.
Aconitum 462.
Acrocarpe Moose 294.
Acropetal 145.
Adaptation 611.
Adianthum 313, 314.
Adventive Bildungen 145, 320, 321, 350.
Aecidium 227.
Aegylops 593.
Aesculinen 495.
Aethalium 241.
Agaricus 228, 229, 556.
Aggregaten 492.
Aggregatzustand organis. Gebilde 500.
Aleuron 51.
Algen 193.
Alisma 438, 477. 479.
Alismaceen 480.
Allium 17, 109, 110, 439, 441, 449, 475.
Alnus 435.
Aloineen 475.
Alsineen 435. 497.
Althaea 44, 81, 393, 394, 434, 453, 466, 489.
Amanita 228.
Amaranthaceen 497.
Amaranthus 485.
Amaryllideen 480.
Amaryllis 109.
Amentaceen 498.
Amoebe 242.
Amorphophallus 159.
Ampelopsis 616.
Amphicarpaea 586.
Amygdaleen 499.
Amygdalus 444.
Amylumsterne 261.
Anagallis 457.
Ananasinen 481.
Anaptychia 253, 254.
Andreaea 201.
Androeceum 390.
Androsporen 212.
Aneimia 84.
Aneura 274, 276.
Angiospermen 432.
Annona 435.
Annonaceen 494.
Anordnung der Blätter 173.
Anthere 391, 453.
Antheridium 17, 196, 211, 263, 267, 277, 295, 312, 332, 345.
Anthoceros 274, 277, 281, 282.
Anthurium 438.
Antidrom 163.
Antipoden der Keimbläschen 436.
Antirrhinum 595.
Aphanocyclicae 494.
Apocyneen 492.
Apostasieen 481.
Apothecium 253.
Appression 514.
Aquifolieen 495.
Aralia 112, 486.
Araliaceen 498.
Araucarieen 428.
Archegonium 271, 278, 296, 308, 313, 332, 346, 353, 367.
Archidium 302.
Arcyria 240, 241.
Arillus 395, 489.
Aristolochia 588.
Aristolochieen 438, 455, 490.
Aroideen 477, 480.
Arthonia 249.
Artocarpeen 497.
Arum 438.
Asarineen 490.
Asarum 489.
Asche 38, 531, 538.
Asclepiadeen 109, 436, 453, 473, 492, 589.
Ascobolus 239.
Ascomyceten 233.
Ascosporen 221.
Ascus 255.
Asperifolien 492.
Asphodelus 478.
Aspicilia 248.
Aspidium 146, 319, 326, 592.
Asplenium 327.
Assimilation 538.
Asymmetrie 185.
Athmung 554.
Atrichum 292.
Atriplex 48, 485.
Aufnahme assimilirter Stoffe von aussen 553.
Aurantiaceen 495.
Aussaat 620.
Ausweichende Anordnung 162.
Axen 114, 184, 483.
Axilläre Verzweigung 148, 156, 260, 269, 318, 388, 446.

Bactrospora 256.
Baeomyces 255.
Balanophoreen 491.
Balgfrucht 473.
Balsamina 489, 496.
Balsamineen 489. 496.
Bambusa 479.
Barbula 291, 292.
Basidiomyceten 228.
Basidiosporen 221.

Basifugales Wachsthum 320.
Bast 91, 93, 94, 95, 99, 135, 138, 407, 484.
Bastardbefruchtung 591.
Batrachospermum 218, 289.
Bauhinia 486.
Baumfarne 322.
Baustoffe 540.
Beere 473.
Befruchtung 205, 209, 214, 217, 225, 239, 265, 279, 296, 314, 332, 346, 354, 367, 385, 399, 437, 582.
Begonia 24, 186.
Begoniaceen 491.
Berberideen 494.
Berberis 226, 453, 489.
Bestäubung 399. 594.
Betulaceen 498.
Bewegung des Protoplasmas 40, 44, 566.
Bicornes 493.
Bignoniaceen 492.
Birne 601.
Bixaceen 494.
Blasia 277.
Blatt 114, 119, 158, 161, 316, 319, 337, 348, 359, 372, 424, 431, 447, 487.
—bildende Sprosse 145, 359.
—nerven 477, 487.
—spur 135, 406.
—stellung 166, 318, 337, 357, 373, 476, 486.
Blüthe 294, 387, 390, 421, 424, 451, 458, 488.
Blüthenaxe 451.
—formeln 478.
—stand 158, 401.
—typus 459.
Bluten 523.
Boletus 78, 228.
Botrychium 207, 345, 346, 348.
Botrytis 238.
Brassica 602.
Brexiaceen 498.
Brombeere 182.
Bromeliaceen 481.
Broussonetia 38.
Brutknospe 276, 293, 372.
Bryonia 615.
Bryopsis 207.
Bryinae 303.
Bryophyllum 446.
Bryum 78, 289.
Bucklandiaceen 498.
Buettneriaceen 496.
Bulbochaete 211.
Burmanniaceen 481.
Butomus 452, 479.

Cabombeen 494.
Cacteen 497.
Caesalpinieen 499.
Calamus 617.
Calcium 535.
Callitricheen 491.
Callitris 412.
Calycantheen 494, 499.
Calycereen 493.
Calycium 255.
Calypogeia 277.
Calyptra 272, 298.
Cambium 75, 91, 93, 105, 407.
Camellia 21.
Campanula 514.
Campanulaceen 438, 493.
Canna 434, 440, 471, 586.
Cannabineen 498.
Cannabis 111, 451.
Cannaceen 481.
Capillarität 524.
Capillitium 240, 241.
Capparideen 461, 494.
Caprifoliaceen 493.
Carinalhöhlen 343.
Carpell 387, 422.
Carpinus 435.
Caryophylleen 497.
Caryophyllineen 497.
Caryopsis 472.
Castanea 453.
Casuarineen 496.
Caulerpa 195, 207.
Caulom 116.
Cedrelaceen 595.
Celastrineen 495.
Celtideen 498.
Centralzelle 354.
Centrifugalkraft 520.
Cephalanthera 587.
Ceratophyllum 453, 494.
Centrospermae 496.
Ceramiaceen 215.
Ceratonia 37, 38.
Ceratophylleen 491.
Ceratopteris 312.
Ceratozamia 422.
Cereus 593.
Cetraria 251.
Chalaza 395.
Chara 125, 176, 186, 259, 261, 263, 269, 584.
Characeen 258.
Cheiranthus 437.
Chemische Vorgänge 531.
Chenopodiaceen 497.
Chenopodium 456.
Chlaenaceen 495.
Chlor 535.
Chloranthaceen 497.
Chlorophyll 4, 10, 40, 47, 49, 266, 332, 567, 570.
Chroolepus 249.
Chrysobalaneen 499.
Cichoraceen 109.
Cichorium 23.
Cilien 40.
Cinclidotus 294.
Circulation 41.
Cissus 486.
Cistineen 495.
Citrus 437, 441.
Cladonia 253.
Clausen 455, 472.
Clavaria 237.
Claviceps 236.
Cleomeen 461.
Climatium 118.
Clusiaceen 495.
Cocculus 486.
Coenogonium 248.
Cohaesion 501.
Colchicum 618.
Coleochaete 213.
Coleorrhize 150.
Collema 244.
Collenchym 24.
Colloide 507.
Columella 305.
Columniferen 496.
Combinirte Bastarde 597.
Combretaceen 498.
Commelyneen 480.
Compositen 107, 435, 489, 493.
Conidien 224, 235.
Coniferen 423, 430.
Conjugaten 202.
Conjugation 9, 196, 215, 239.
Connectiv 453.
Conomitrium 294.
Contorten 492.
Convolvulaceen 435, 441, 489, 492.
Corallorrhiza 436, 481, 554, 564.
Coriarieen 495.
Cormophyten 115.
Cornaceen 498.
Corolliflorae 492.
Corpusculum 316, 414.
Corrosion durch Wurzeln 538.
Corydalis 585.
Cosmarium 203.
Cotyledonen 418, 443, 483.
Crassulaceen 498.
Cribraria 241.
Crinum 440, 478.
Crocus 436, 437, 448, 589.
Crucibulum 65, 231.
Cruciferen 439, 441, 461, 489, 494.
Crucifloren 494.
Cucumis 595.
Cucurbita 25, 34, 38, 48, 99, 445, 455, 486.
Cucurbitaceen 493.
Culturpflanzen 609.
Cunoniaceen 498.
Cupressineen 428.
Cupula 453.
Cupuliferen 435, 451, 498.
Cuscuta 441, 482.
Cuticula 35, 36, 106.
Cyatheaceen 330.

Cycadeen 420, 430.
Cyclantheen 480.
Cyclomyces 228.
Cynomorium 491.
Cyperaceen 480.
Cyperus 476.
Cypripedium 436, 479.
Cystocarpien 276.
Cystococcus 250.
Cystocoleus 248.
Cystolithen 38.
Cystopus 224.
Cytineen 490.

Daedalea 228.
Dahlia 27, 30, 63, 99.
Dawsonia 295.
Deckblätter 387.
Decussirte Stellung 174.
Dedoublement 460.
Degradation des Chlorophylls 48.
Degradationsproducte 540.
Dehiscenz 473.
Delesseria 215.
Delphinium 462.
Descendentheorie 620.
Deutzia 38.
Diandrae 492.
Dianthus 595.
Diatomeen 48, 204.
Dichogamen 451, 584.
Dichotomie 151, 154, 155, 248, 371, 375.
Dickenwachsthum der Zellhaut 23.
— des Stammes 88, 407.
Diclinisch 387.
Diclytra 469.
Dicotyledonen 481.
Dictamnus 111.
Dictyota 151.
Didymium 240, 241.
Differenzirung der Gewebe 134.
Dilleniaceen 486, 494.
Dimorphe Blüthen 586.
Dioscoreen 480.
Diosmeen 496.
Diosmose 524.
Diospyrinae 493.
Dipsaceen 493.
Dipsacus 487.
Dipterocarpeen 495.
Discomyceten 237.
Divergenz 163, 165.
Draba 586.
Dracaena 104, 475.
Droseraceen 494.
Drupa 473.
Drüsen 107, 110.
Dryadeen 499.
Dudresnaya 218.
Durchleuchtung 573.

Ebenaceen 493.
Einlagerung 33.
Eisbildung 562.
Eisen 535.
Eiweissstoffe 41, 546.
Eizelle 196, 271, 280, 353, 354, 394, 415, 436, 578.
Elaphomyces 234.
Elatineen 498.
Eleagneen 498.
Elektricität 574.
Elementarstoffe 531.
Eleuteropetalen 493.
Elodea 476.
Embryo 17, 297, 315, 334, 346, 354, 369, 386, 417, 439, 474, 481.
Embryonalschläuche 417.
Embryosack 413, 436.
Empetreen 493.
Enantioblasten 480.
Endocarp 472.
Endogene Glieder 144.
Endosperm 316, 414, 438.
Endosporium 34, 203, 225, 287.
Endothecium 454.
Endverzweigung 150, 318, 358, 371, 388, 446.
Epacrideen 493.
Epenchym 101.
Ephebe 246.
Ephebella 249.
Ephedra 428.
Epicarp 472.
Epidermis 35, 36, 79, 106, 285, 306, 344.
Epilobium 434, 489.
Epipactis 435, 591.
Epiphragma 307.
Epipogum 481, 543, 564.
Equisetum 14, 118, 132, 141, 147, 184, 311, 332.
Erdbeere 182.
Erfrieren 561.
Ericaceen 438, 453, 493.
Eriocauloneen 480.
Erschütterung 516.
Erstarkung 316, 475, 483.
Eryngium 463.
Erysiphe 234.
Erythroxyleen 495.
Etiolirte Pflanzen 565.
Eucyclicae 494.
Euphorbia 109.
Euphorbiaceen 496.
Evernia 250.
Evonymus 489.
Excipulum 254.
Exine 34, 36, 410, 484.
Exocarp 472.
Exogene Glieder 144.
Exosporium 34, 226, 256, 287, 356.

Fagus 38, 453. 599.
Faltung der Zellhaut 68.
Farbstoffe 41.
Farne 311.
Farnkraut 315.
Fette 39.
Fibrovasalstränge 76, 89, 135, 139, 141, 142, 324, 335, 344, 381, 404, 429, 483.
Ficaria 482, 483.
Fissidens 289.
Flächenwachsthum der Zellhaut 21.
Flächenvorkeim 299.
Flechten 243.
Flechtenstärke 251.
Florideen 48, 197, 215.
Folliculus 473.
Fontinalis 303.
Fouquieraceen 498.
Fragaria 598.
Francoaceen 498.
Frangulinen 495.
Frankeniaceen 494.
Freie Zellbildung 11.
Fritillaria 2. 612.
Frons 270.
Frucht 400, 471.
—blatt 387.
—knoten 454.
—stand 472.
—träger 452.
Frullania 274, 284.
Fucus 3, 208, 592.
Fumariaceen 461, 469, 489, 494.
Funaria 79, 287, 294, 296, 592.
Funiculus 395, 458.
Funkia 23, 392, 397, 437, 439, 441.
Fuss 354.

Gallertflechten 245.
Gasbewegungen 527.
Gasdiffusion 527.
Gastromyceten 230.
Gattungsbastard 592.
Gefässbündelscheide 100.
Gefässe 16, 97, 137, 138, 323.
Gefässkryptogamen 307.
Gelidium 215.
Generationswechsel 187.
Gentiana 454.
Gentianeen 492.
Geotropismus 518.
Geraniaceen 435, 496.
Gerbstoffe 111.
Gesammtspannung 512.
Geschlechtsgeneration 270, 274, 288.
Gesneraceen 492.
Gewebespannung 507, 569,
Gewebesysteme 74, 343, 364, 380, 389, 429.

Gewichtsverlust durch Athmung 555.
Gitterzellen 99.
Gladiolus 434.
Gleba 233.
Gleichenia 320.
Gleicheniaceen 329.
Gloeocapsa 250.
Glomerulus 218.
Glumaceen 480.
Gnetaceen 428.
Gonidium 245, 248.
Gonionema 249.
Gonium 200.
Goodeniaceen 493.
Gramineen 479, 480.
Grasknoten 614.
Gräser 475.
Granulose 59.
Graphideen 249.
Graphis 244.
Grimmia 292.
Grossularieen 498.
Grundgewebe 100, 325, 344.
Grundspirale 162.
Gruinales 496.
Gummigänge 73.
Gunneraceen 498.
Guttiferen 495.
Gymnogramme 592.
Gymnospermen 410.
Gymnostomum 305.
Gynaeceum 390.
Gynandrae 481.
Gynophorum 452.

Haare 44,45, 80, 114, 120.
Haarkrone 620.
Haemodoraceen 481.
Hamamelideen 498.
Haplomyceten 218.
Harzgänge 73, 110.
Hauptwurzel 441, 482.
Hautschicht des Protoplasma 39.
Hautgewebe 76.
Hedera 73.
Helianthus 43, 63, 106, 465.
Heliotropismus 518.
Helleborus 434, 447, 487.
Helobiae 479.
Helvella 237.
Herminium 178.
Herpothamnium 217.
Hesperiden 495.
Heteroecie 226.
Heterostylie 585.
Heterotome Axen 184.
Hieracium 604.
Hippocastaneen 495.
Hippocrateaceen 495.
Hippurideen 491.
Hoja 30, 505.
Holz 26, 90, 93, 96, 103, 112, 407, 409, 430, 484, 522.
Homoeomerische Flechten 245.
Homodrom 163.
Hülse 473.
Humiriaceen 495.
Humulus 38, 108.
Hyacinthus 71, 82.
Hybridation 591.
Hydnobolites 234.
Hydnum 228.
Hydrilleen 476.
Hydrocharis 477.
Hydrocharideen 480.
Hydrodictyon 200.
Hydropeltidinen 494.
Hydrophylleen 492.
Hymenium 220.
Hymenomyceten 228.
Hymenophyllaceen 123, 312, 320, 328.
Hypericineen 495.
Hypericum 460.
Hyphe 218.
Hypnum 271, 298.
Hypodermier 226.
Hypoglossum 215.
Hypopityaceen 493.
Hypothecium 254.

Jahresring 409.
Jasmineen 492.
Ilex 36.
Imbibition 500, 524.
Impatiens 586.
Indefinirte Blüthen 459.
Indusium 326.
Inflorescenz 158, 401.
Innovation 271.
Insecten 584.
Integumente 458.
Intercalares Wachsthum 22, 118.
Intercellularräume 67, 72, 431.
Intercellularsubstanz 66, 70.
Interfascicularcambium 407.
Internodien 118.
Intine 34, 410, 435.
Intussusception 32, 58, 503.
Inulin 63.
Irideen 477, 481.
Iris 589.
Isocyclicae 493.
Isoëtes 118, 155, 367, 369, 376, 383.
Isotome Axen 184.
Juglandeen 496.
Juglans 473.
Julifloren 498.
Juncaceen 480.
Juncagineen 480.
Jungermannia 274, 276, 283.
Juniperus 416, 425, 426.

Kalium 535.
Kalk 38.
Kampf um's Dasein 607.
Kapsel 473.
Kartoffel 58.
Keim der Phanerogamen 444.
Keimbläschen 395, 415.
Keimung 149, 196, 221, 241, 256, 270, 307, 417.
Kelch 387.
Kern der Zelle 2, 5, 39.
Kernkörperchen 40.
Kernwarze 395, 436.
Kieselsäure 38.
Knospe 118, 292, 319.
Knospenlage der Blätter 450.
Knospenvariation 599.
Kohlenstoff 533.
Kork 87.
Krönchen 265.
Krustenflechten 243.
Krystalle 38, 48, 62.
Krystalloide 50.
Kürbis 602.

Labiaten 436, 470, 489, 492, 589.
Labiatifloren 492.
Lactuca 108.
Lamium 487, 586.
Lamprophyllen 495.
Landpflanzen 530, 537.
Lateralschnitt 459.
Lathraea 436.
Laubflechten 243.
Laubmoose 188, 287.
Laurineen 453, 494.
Lebermoose 274.
Lecanactis 249.
Legumen 473.
Leguminosen 499.
Leitende Gewebe für assimilirte Stoffe 547.
Leiterförmige Gefässe 28.
Lejolisia 216.
Lemnaceen 480.
Lentibularieen 493.
Lenticellen 89.
Leptogium 246.
Libriform 98.
Lichtfarben 572.
Lichtintensität 571.
Lichtwirkungen 563.
Licea 241.
Lichina 250.
Ligula 161, 367, 477.
Liliaceen 478, 480.
Liliifloren 480.
Limnantheen 496.
Limodorum 564.
Linde 157.
Lineen 489, 496.
Linum 585, 586.
Loasaceen 495.
Lobeliaceen 493.

Loganiaceen 492.
Lonicera 487.
Loranthaceen 482, 491.
Loranthus 436, 438.
Luft im Holz 523.
Lunularia 276.
Lupinus 53, 448.
Lupulin 111.
Lycaste 436.
Lychnis 593.
Lycium 48.
Lycogala 241.
Lycopodiaceen 366.
Lycopodium 66, 103, 311, 373, 375, 379.
Lycopus 445.
Lygodium 320.
Lysimachia 443, 447, 483.
Lythrarieen 499.
Lythrum 585.

Macrospore 351.
Macrozamia 422.
Madotheca 275.
Männliche Zelle 579.
Magnesium 535.
Magnolia 38.
Magnoliaceen 488, 494.
Majanthemum 479.
Malpighiaceen 495.
Malvaceen 435, 496.
Manubrium 263.
Marattiaceen 330.
Marchantia 23, 72, 85, 187, 274, 276, 278, 285.
Marcgrafiaceen 495.
Mark 138, 141.
—scheide 407, 484.
—strahl 104.
—verbindungen 307.
Marsilia 121, 159, 351, 354, 356, 358, 365, 579.
Massulae 436.
Medianschnitt 459.
Megalospora 255.
Melastomaceen 498, 589.
Meliaceen 495.
Melianthus 448.
Melobesiaceen 215.
Melone 603.
Menispermeen 486, 494.
Mericarpium 472.
Merispora 221.
Meristem 75, 104.
Mertensia 320.
Merulius 523.
Mesembryanthemeen 497.
Mesocarp 472.
Metamorphose 116, 387. 611.
Metzgeria 154, 274.
Micranthae 497.
Microcysten 242.
Micropyle 395.
Microspore 351.
Milchsaftgefässe 106.
Mimosa 436.
Mimoseen 499.
Mirabilis 485. 593.
Mistel 619.
Mittellamelle 26, 37, 66.
Mittelnerv 477.
Mnium 146, 271, 288.
Molecularkräfte 500.
Molecule 500.
Monocarpe Pflanzen 582.
Monochlamydeen 490.
Monocleae 283.
Monocotyledonen 474.
Monopodium 151.
Monotropa 481, 553.
Monotropeen 493.
Monymiaceen 499.
Moosrose 599.
Moreen 497.
Mucor 224.
Musa 434, 476.
Musaceen 481.
Muscineen 270.
Mutterkorn 236.
Mycelium 219, 229.
Myricaceen 496.
Myriophyllum 491.
Myristica 489.
Myristiceen 494.
Myrsineen 493.
Myrtaceen 499.
Myrtifloren 498.
Myxoamoeben 40, 242.
Myxomyceten 239.

Nabelstrang 395.
Najadeen 438, 476, 480.
Narbe 455.
Narcissus 449.
Natrium 535.
Nebenblatt 161, 448.
Nebenproducte des Stoffwechsels 541.
Nectarien 399, 463, 587.
Nelumbieen 494.
Neottia 374, 435, 481, 564.
Nepenthes 487, 523.
Nephrolepis 320.
Netzförmige Verdickung 23.
Neuradeen 499.
Nicotiana 593.
Nigella 462.
Nitella 17, 264, 268, 584.
Nostocaceen 198, 249.
Nuphar 437, 438.
Nuss 472.
Nutation 513.
Nyctagineen 497.
Nymphaea 438, 440.
Nymphaeaceen 486, 488, 494.

Ochnaceen 496.
Ochrea 449.
Octaviania 232.
Oedogonium 3, 9, 22, 211, 579.
Oenothereen 498.
Oleaceen 492.
Oncidium 585.
Oncophorus 293.
Onopordon 487.
Oogonium 197, 221.
Oospore 3, 12, 197.
Opegrapha 253.
Ophioglosseen 345.
Ophioglossum 311, 345, 347, 349.
Ophrydeen 436.
Opuntia 458.
Opuntinae 497.
Orchideen 435, 438, 440, 453, 470, 478, 479, 481, 591.
Orchis 48, 396.
Organe 116.
Organe ohne Function 622.
Organisationswasser 33.
Orobanche 438, 492, 564.
Orthostichen 162.
Orthotrichum 293.
Oryza 443.
Oscillatoria 48, 198.
Osmunda 312.
Osmundaceen 336.
Ovarium 454.
Oxalideen 489, 496.
Oxalis 585, 586.
Oxalsaurer Kalk 62, 536.

Palmen 158, 475, 480.
Pandaneen 480.
Pandanus 475.
Papaver 108, 454, 489.
Papaveraceen 494.
Papayaceen 108, 494.
Papilionaceen 489, 499.
Pappus 620.
Paraphysen 230, 232, 254, 272, 294.
Parenchym 75, 98, 101.
Parastichen 162.
Paratonische Krümmung 517.
Parietalen 494.
Paris 447, 479.
Paronychieen 497.
Passiflora 435, 589.
Passifloreen 494.
Pediastrum 64, 200.
Pedicularis 439, 589.
Peissonelia 215.
Pellia 274, 280.
Peltigera 48, 244.
Penicillium 523.
Perenniren 617.
Perianthium 452.
Pericambium 323, 443.
Pericarpium 472.
Perichaetium 295.
Peridie 219, 231.
Perigon 295.

Perigynae 498.
Periodicität der Gewebespannung 517.
Perisperm 440.
Peristom 305.
Perithecium 235.
Peronospora 223.
Pertusaria 255.
Petala 488.
Petunia 157.
Peziza 11, 237.
Pflaume 473.
Phallus 232.
Phanerogamen 383.
Phascum 292, 301.
Phaseolus 24, 139, 140, 148, 445, 456.
Phellogen 87.
Phelloderma 88.
Philadelpheen 498.
Phloëm 91.
Phloëmstrahlen 408, 484.
Phoenix 444.
Phosphor 535.
Phosphorescenz 556.
Phycomyceten 223.
Phyllanthaceen 496.
Phylloglossum 372.
Phyllom 116.
Physalis 445.
Physcia 252.
Physcomitrium 592.
Phytocrene 486.
Phytolacca 485.
Phytolaccaceen 497.
Pilobolus 523.
Pilularia 32, 352, 358, 361, 362.
Pilze 218.
Pilzfäden 35.
Pinus 26, 31, 66, 68, 85, 86, 112, 419.
Piperaceen 440, 486, 497.
Piperiten 497.
Pistia 438.
Pisum 52.
Pittosporeen 495.
Placenta 427.
Plagiochila 276.
Plagiophyllen 491.
Plantagineen 438, 492.
Plasmodium 240, 242.
Plataneen 497.
Platycerium 317, 320.
Pleurocarpe Moose 294.
Plocamium 215.
Plumbagineen 493.
Podocarpeen 428.
Podophyllum 489.
Podostemoneen 491.
Pogonatum 295.
Polarisation des Lichts 501.
Pole der Wachsthumsaxe 183.
Polemoniaceen 492.
Pollen der Gymnospermen 410.
Pollen der Angiospermen 433.
Pollenbildung 15, 16, 34, 316, 392.
Pollenkorn 23.
Pollensack 385, 422, 453.
Pollenschlauch 34.
Pollentetraden 435.
Polycarpen 494.
Polyembryonie 417, 440.
Polygaleen 486, 495.
Polygamen 451, 583.
Polygonatum 157, 442.
Polygoneen 496.
Polygonum 483.
Polypodiaceen 330.
Polyporus 228.
Polytrichum 292, 307.
Pomaceen 499.
Pontederia 443.
Pontederieen 481.
Portulacaceen 497.
Potamogeton 476, 479.
Pottia 292.
Primordialschlauch 43.
Primula 611.
Primulaceen 397, 489, 493.
Primulinen 493.
Procambium 90, 322.
Promycelium 219.
Prosenchym 75, 102.
Prosenthese 163.
Proteaceen 489, 498.
Prothallium 307, 311, 331, 345, 350, 352, 367.
Protonema 287, 292.
Protoplasma 2, 39, 42, 240, 504, 506.
Prunella 611.
Pseudoparenchym 219.
Psilotum 116, 369, 373.
Psoralea 110.
Pteris 24, 28, 29, 31, 37, 86, 90, 95, 116, 133, 148, 315. 318, 320, 324.
Puccinia 226.
Pulpa 473.
Punica 455.
Pycniden 236, 257.
Pyrenomyceten 235.
Pyrenula 249.
Pyrola 440, 481.
Pyrolaceen 493.

Quellung 37, 500.
Quercus 38, 442.
Querparenchym 432.
Querspannung 510.
Quincunciale Stellung 450.
— Deckung 450.
Quincunx 165.
Quirl 162, 171, 176, 459, 488.

Radula 274, 283.
Rafflesiaceen 491.
Ramalina 252.
Ranken 515, 570. 615.
Ranunculaceen 494.
Ranunculus 462.
Raphiden 109.
Reaumuriaceen 495.
Reciproke Bastarde 593.
Reizbarkeit 516, 576.
Resedaceen 494.
Reservestoffe 539.
Restiaceen 480.
Rhamneen 495.
Rheum 439, 457, 489.
Rhinanthus 436.
Rhizinen 243.
Rhizocarpeen, 248, 311, 350.
Rhizoiden 261, 291.
Rhizom 343, 482. 619.
Rhizophoreen 498.
Rhododendron 435.
Rhodoraceen 493.
Ribes 88. 601.
Riccia 276, 284.
Ricinus 54, 93, 94, 104, 105, 160, 440, 445, 550.
Ringgefässe 23.
Rivularia 199.
Robinia 598.
Rosa 181, 489.
Rosaceen 499.
Rosifloren 499.
Rotation 44.
Rubia 449.
Rubiaceen 493.
Rubus 448. 598.
Ruellia 586.
Ruscus 613.
Rutaceen 496.

Saftbläschen 43.
Sagittaria 68.
Salicineen 495.
Salvia 453. 586.
Salvinia 117, 128, 184, 186, 351, 353, 355, 360.
Same 383, 386, 418, 474, 481.
Samenknospe 394, 412, 456, 489.
Samydeen 495.
Sanguisorbeen 499.
Santalaceen 491.
Santalum 436, 437, 438.
Sapindaceen 485, 495.
Sapotaceen 493.
Saprolegnia 223.
Sarcocarp 472.
Saurureen 497.
Saxifrageen 498.
Saxifraginen 498.
Scabiosa 437.
Schachtelhalme 331.
Schalenbildung der Zellhaut 35.
Scheinaxe 152, 157.
Scheitelwachsthum 123, 183.

Scheitelzelle 123, 297, 317, 443.
Schichtung der Zellhaut 30.
Schildchen 353.
Schilder 263.
Schistostega 289.
Schizaea 320.
Schizaeaceen 329.
Schizandreen 494.
Schlauchfrucht 472.
Schlauchgefässe 107.
Schleier 377.
Schlingende Stämme 569.
Schliessfrüchte 472.
Schlingen 515.
Schmarotzer 553.
Schote 473.
Schraubige Anordnung 162.
Schwärmsporen 5, 9, 13, 196, 221.
Schwefel 534.
Schwerkraft 186, 519, 576.
Scitamineen 481.
Scitonema 249.
Sclerantheen 497.
Sclerenchym 37, 75.
Scleroderma 232.
Sclerotium 220, 243.
Scrophularinen 438, 492.
Scutellum 149.
Segmente der Scheitelzelle 123, 289, 336.
Selaginella 47, 74, 103, 141, 366, 371, 376, 378, 382.
Selagineen 492.
Sepala 488.
Seta 297.
Sextantenwand 337.
Sexualität 577.
sexuelle Affinität 593.
Siebplatte, 25, 99.
Siebröhren 25.
Sileneen 497.
Silicium 535.
Siliqua 473.
Simarubeen 496.
Sirosiphon 249.
Skelete 38, 502.
Solaneen 492.
Solanum 453. 616.
Solorina 255, 256.
Sonchus 108.
Soredium 252.
Sorghum 437.
Sorus 326.
Spadicifloren 480.
Spaltöffnungen 71, 82, 84, 297.
Spaltung der Zellhaut 69, 71.
Specialmutterzelle 34.
Specularia 586.
Spermatien 221.
Spermatozoiden 196, 271, 313, 351.
Spermogonien 226, 257.
Sphacelia 236.
Sphaerococcus 215.
Sphaerokrystalle 63.
Sphaerophoron 251.
Sphagnum 78, 271, 299.
Spilonema 249.
Spiraeaceen 499.
Spiralfaser 23.
Spiralige Anordnung 162, 462.
Spirogyra 10, 18, 203.
Spitzenwachsthum 119.
Splachnum 295.
Sporangium 232, 309, 325, 340, 348, 359.
Sporastatia 248.
Sporenbildung 14, 280, 304, 328.
Sporenknospe 263, 264, 268.
Sporidien 227.
Sporogonium 270, 272, 280, 296, 376.
Spreuhaare 317.
Springfrüchte 473.
Spumaria 241.
Stamm 114, 116, 475.
Stärke 47, 55, 500, 504, 506.
Stärkering 93.
Staphyleaceen 495.
Staubblätter 160, 391, 422, 425, 453.
Stephanosphaera 201.
Sterculiaceen 496.
Stickstoff 534.
Sticta 244, 251.
Stipula 161, 448, 476.
Stoffwechsel 538.
Strauchflechten 245.
Streifung der Zellhaut 30, 31, 32, 36.
Strömung des Protoplasma 44.
Struthiopteris 317.
Strychnaceen 492.
Stylidieen 493.
Stylidium 576.
Stylosporen 236.
Stypocaulon 124.
Styracineen 493.
Subepidermale Gewebe 77, 344, 431.
Succulenten 497.
Superponirte Quirle 171.
Swartzieen 499.
Symmetrie 119, 185, 467.
Sympetalae 492.
Sympodium 152, 318.
Synandrae 493.
Syncarpium 472.
System 622.

Taccaceen 481.
Tamariscineen 495.
Taxineen 428.
Taxus 413.
Teleutosporen 226.
Temperatur 504.
Temperaturgrenzen 558.
Terebinthaceen 112, 496.
Terebinthinen 495.
Ternströmiaceen 495.
Tetragonieen 497.
Tetraphis 293, 305.
Tetrasporen 215.
Thallophyten 191.
Thallus 115.
Theilfrucht 472.
Theilung der Zellen 12.
Thuja 411.
Thunbergia 36.
Thymelaeinen 498.
Thymeleen 498.
Tiliaceen 496.
Tillandsia 48.
Tmesipteris 369.
Tödtung durch zu hohe Temperatur 561.
Torus 451.
Tracheiden 96.
Transitorische Stärkebildung 544.
Transpiration 521.
Trapa 438, 482, 489.
Trichia 241.
Trichogyne 197, 217, 239.
Trichom 116, 361.
Trichophor 217.
Tricoccae 496.
Trockensubstanz 531.
Tropaeoleen 495.
Tropaeolum 15, 48, 437, 438, 439, 448.
Tuberaceen 234.
Tulipa 549.
Tüpfel 24, 26, 27.
Turgor 510.
Turneraceen 494.
Typha 476, 576.
Typhaceen 480.

Udotea 208.
Ulmaceen 498.
Ulmus 620.
Umbelliferen 111, 487, 489, 498.
Umbellifloren 498.
Umbilicaria 255.
Unkraut 609.
Unterständiger Fruchtknoten 463.
Uredineen 226.
Uredo 227.
Urne 297.
Urticaceen 108, 497.
Urticinen 497.
Urzeugung 624.
Usnea 244, 246, 250, 251, 252.
Utriculus 472.

Vaccinieen 493.
Vacuolen 39, 43.
Valerianeen 493.
Variation der Bastarde 596.

Varietät 598.
Varietätbastard 592.
Vasa propria 99.
Vaucheria 42, 205.
Velum 228.
Verbascum 449, 487.
Verbenaceen 492.
Verbreitungscentrum 623.
Verdickungsring 104, 135, 138, 143.
Verdunstung 521.
Verholzung 35.
Verjüngung der Zelle 9.
Verschiebung 166, 462.
Verschleimung 35, 37.
Verwachsung 177, 460, 462.
Verwandtschaft 623.
Verzweigung der Staubblätter 461.
— der Blätter 158, 320, 477.
— des Stammes 151, 161, 290, 318, 338, 388, 423.
— der Wurzel 148, 323, 340, 375, 442.
Vicia 612.
Viola 433, 438, 439, 453, 586, 589.
Violaceen 494.
Viticeen 495.
Voandzeia 586.
Volumenänderung abhängig von Temperatur 558.
Volvocineen 200.
Vorblätter 387, 458.
Vorkeim 258, 386.

Wachsthum 539.
— der Zellhaut 19.
— der Stärke 57.
Wachsthumsrichtungen 182.
Wärmebildung 555.
Wärmeleitung 557.
Wärmewirkungen 556.
Wasserausscheidung 523.
Wasserpflanzen 529.
Wasserstoff 534.
Wasserströmung 520.
Weichbast
Welwitschia 428, 430.
Winden 515.
Wurzel 96, 116, 121, 133, 137, 321, 329, 373, 441.
Wurzeldruck 522, 526.
Wurzelhaube 121, 137.
Wurzelscheide 150, 155.
Wurzelstellung 176.
Wurzelträger 374.

Xanthoxyleen 496.
Xylem 91.
Xylemstrahlen 408, 484.
Xylaria 235.
Xylophylla 613.
Xyrideen 480.

Yucca 434, 476.

Zamia 419, 421.
Zanichellia 476.
Zea 23, 43, 60, 67, 92, 122, 137, 149, 437, 441, 475. 603.
Zelle 1, 5, 6, 8.
Zellfamilien 194.
Zellfusion 106.
Zellhaut 3, 10, 12, 15, 18, 19, 500, 505.
Zellkern 2, 14, 17, 18, 39.
Zellsaft 61.
Zingiberaceen 481.
Zoosporen 13, 196, 221, 566.
Zweckmässigkeit 611.
Zweigsysteme 150.
Zweigvorkeim 261.
Zygomorph 468.
Zygonema 46.
Zygophylleen 496.
Zygospore 11, 196, 202, 225.

Bayerische
Staatsbibliothek
München

Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig.

J. Amling
Lbr.

31. Oct 71.

BSB Bayerische StaatsBibliothek
MDZ Münchener DigitalisierungsZentrum Digitale Bibliothek

Sachs, Julius,

Lehrbuch der Botanik nach dem gegenwärtigen Stand der Wissenschaft

Leipzig 1868

Phyt. 609 se
urn:nbn:de:bvb:12-bsb10303058-8